VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ

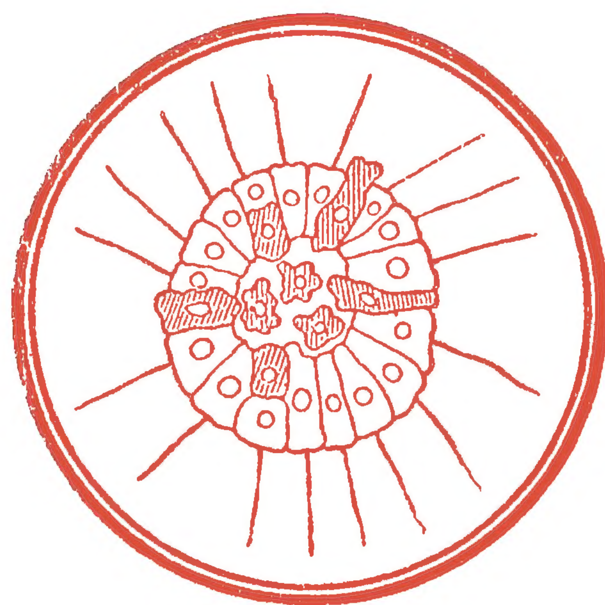


И. И. МЕЧНИКОВ

ИЗБРАННЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ



РЕДАКЦИЯ, СТАТЬЯ И ПРИМЕЧАНИЯ
ЧЛЕНА-КОРРЕСПОНДЕНТА
АКАДЕМИИ НАУК СССР В. А. ДОГЕЛЯ
И А. Е. ГАЙСИНОВИЧА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1950

Под общей редакцией Комиссии Академии Наук СССР
по изданию научно-популярной литературы и серии
«Итоги и проблемы современной науки»
Председатель Комиссии Президент Академии Наук СССР
академик *С. И. ВАВИЛОВ*
Зам. председателя — член-корреспондент Академии Наук СССР
П. Ф. ЮДИН


ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ
* И.И.МЕЧНИКОВ *

ОЧЕРК ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ВИДОВ

1876





1

Теоретические взгляды прошлого столетия.— Бонне, Линней, Бюффон, Паллас, Ласепед.— Философы.

История[1] естественных наук показывает нам, что в зоологии периоды преобладания теоретического направления сменялись периодами, когда ученые, пресытившись доведенными до крайностей обобщениями, устремлялись на изучение непосредственных фактов; при этом от одной крайности круто переходили к другой, никогда не достигая желаемого гармонического сочетания индуктивного и дедуктивного приемов. В настоящее время мы вступаем в новый период преобладания теории, и как наука ни обогатилась опытом, добытыми результатами и самой опытностью, тем не менее она все еще не может считать себя дошедшей до высоты истинного научного метода.

Хотя наша главная задача будет заключаться в том, чтобы ознакомиться с содержанием и характером современного теоретического движения в науке, тем не менее мы должны будем предпослать несколько замечаний о предшествовавших теоретических направлениях. Это необходимо как для уяснения истории развития современных идей, так и для суждения о научном периоде, отживающем свой век, но еще не сошедшем со сцены.

Семнадцатый век был веком начала самостоятельного существования биологических наук. В течение его был изобретен и приложен к делу микроскоп и открыто несколько академий, между прочим, столь важные, как Royal Society и Парижская Академия наук. Ряд таких людей, как *Гарвей*, *Левенгук*,

Сваммердам, Мальпиги, Уэллес[2] *и Джон Рай*, сильнейшим образом содействовали научной постройке основ биологии. Физиология, микроскопическая анатомия, анатомия беспозвоночных животных и сравнительная анатомия получили свое начало в этом веке, в течение которого обособились также и два направления, имеющие для нас теперь наибольшее значение. Я имею в виду систематико-зоологическое и натурфилософское направления.

Семнадцатый век, как известно, имеет своего Линнея — англичанина *Джона Рая*. Он первый стал говорить о «виде» в том смысле, как это слово употребляется в нынешней систематике, и, кроме того, дал описание больших групп животного царства, предлагая для каждой из них самостоятельную классификацию. При этом он брал за основание не только наружные признаки, но иногда прибегал и к анатомическим; так, например, он разделил легочных позвоночных на имеющих один или два желудочка. При всем этом Рай остался чистым систематиком, подобно Линнею, хотя и не довел классификаторного духа до такой степени, как последний, почему, вероятно, и произвел меньшее влияние в своей науке. Говоря о виде, Рай указывает на постоянство этого классификационного элемента и замечает, что «один вид не может произойти из семян другого и наоборот». В другом месте своего сочинения, о растениях, он, правда, говорит, что хотя видовые признаки и «довольно постоянны, но не во всех случаях и не безусловно, так как опытами доказано, что некоторые семена вырождаются, и хотя редко, но производят растения, отличающиеся от материнской формы, что, следовательно, у растений совершается превращение видов». Я привел это место не с той целью, чтобы указать на Рая как на предвестника современного учения о происхождении и превращении видов, но, напротив, затем, чтобы показать, что понятия того времени о превращении видов не имели ничего общего с нынешними. Не только в семнадцатом, но даже и в следующем за ним столетии было распространено мнение, будто искусственным путем можно превратить овес в пшеницу или рожь и т. п. В под-

тверждение приводили опыты столь же основательные, как и производившиеся в то же время опыты над произвольным зарождением червей в гнилом мясе или лягушек в болотном иле. Доказательством того, что у Рая идет речь не о философском взгляде на органическую природу, по которому виды имеют общее происхождение, но о грубом эмпирическом выводе о превращении одних видов в другие, служит то, что он считает такое превращение исключительным и говорит о нем только по отношению к растениям. По всей вероятности, он без научной критики включил в свою книгу ходячую теорию и говорил о превращении видов как о частном виденном факте, не имеющем значения с общей точки зрения.[3]

Вообще Рай является систематиком и описателем, не обнаруживающим философского взгляда на вещи. Совершенный контраст представляет нам современник его, *Лейбниц*, раскинувший свои философские воззрения на всю природу и коснувшийся потому и некоторых основных вопросов об организмах. Хотя Лейбниц не только не был натуралистом, но, напротив, стал одним из основателей супра-натуралистической философии, тем не менее идеи его должны быть здесь упомянуты ввиду влияния их на последующие философские направления в биологии, не исключая и современного. Одним из основных положений высшей философии Лейбниц признал «закон постоянства», или непрерывности, по которому природа не делает скачков, и все в ней, как в области физических, так и нравственных явлений, связано постепенными переходами. «Все существа,— говорит он,— образуют одну общую цепь, в которой различные классы, подобно членам цепи, до такой степени связаны между собою, что ни рассудку, ни воображению невозможно найти такого места, где бы один из них начинался или кончался: все пограничные виды должны иметь признаки, равно приложимые и к соседним видам. Поэтому-то существование зоофитов, или животно-растений, не представляет ничего странного, но, напротив, является соответствующим общему порядку природы. Этому принципу непрерывности я придаю такое значение, что я бы нисколько

не удивился, если бы услышал, что найдены существа, которые по некоторым признакам, например, по способу питания или размножения, были бы признаны за растения или, с равным правом, и за животные. Мало того, я даже убежден, что подобные существа должны находиться и что естествознание их когда-нибудь откроет». Этот широкий философский взгляд должен был произвести впечатление на мыслящих натуралистов, в особенности после того, как, спустя несколько лет по смерти Лейбница, было доказано, что полипы, считавшиеся прежде настоящими растениями, двигаются и принимают пищу наподобие животных. И в самом деле, развитые в философском отношении натуралисты прошлого столетия или под непосредственным влиянием идей Лейбница, или же помимо него стали подробно развивать закон непрерывности по отношению ко всему органическому миру.

В этом отношении из натуралистов прошлого столетия особенно выдается *Бонне*, заслуживший славу как ученый, открывший так называемое деворазмножение (партеногенезис) у тли. Его общий трактат о природе, изданный вкратце в 1762 г., а в первом полном издании — в 1765 г., составляет цельное и вполне научное развитие принципа постепенности, заимствованного у Лейбница.[4] «Между низшей и высшей степенью телесного или духовного совершенства, — говорит Бонне, — заключено бесконечное множество средних степеней. Из ряда этих степеней слагается *общая цепь*. Она соединяет все существа, связывает все миры и обнимает все сферы». По отношению к миру организмов общий принцип, принятый Бонне, ведет к следующему постулату: «природа не терпит скачков; все в ней совершается постепенно и равномерно путем оттенков. Если бы между двумя вещами был пустой промежуток, то какое основание имел бы переход от одной к другой? Поэтому-то не существует ни одного существа, над и под которым не было бы других, одними признаками приближающихся к нему, а другими — отдаляющихся от него; между этими признаками, отличающими вещи, мы открываем более или менее общие. Отсюда происходят наши разделения на классы, роды и виды. Эти отделы, однакоже, не раз-

рывают связи, так как во всех случаях между двумя классами или между двумя соседними родами существуют *средние* образования, не относящиеся, повидимому, ни к одному, ни к другому, но связывающие оба. Так, полип связывает растение с животным; летяга примыкает птиц к четвероногим, а обезьяна приближается к четвероногим и человеку». Из этого принципа следует, очевидно, что все наши разделения не существуют в природе и имеют значение только как приемы к ее изучению.

При изложении этой общей цепи, или «лестницы природы», Бонне ставит вопрос о том, в каком порядке она должна быть поставлена, и решает его в том же смысле, как и все современные так называемые научные зоологи. «Из простого получается сложное». «Лестница природы получается в том случае, если итти от слагающего к сложному, от несовершенного к совершенному». Таким образом, в третьей части своей книги он постепенно переходит от общих элементов к неорганическим телам, затем к организмам, из которых он прежде всего рассматривает низшие, как, например, слизистые водоросли и трюфли, лишаи, плесени и пр. Потом он говорит о растениях вообще и переходит к полипам как к представителям низших животных. Далее у него идет речь о червях, размножающихся отпрысками, о насекомых, мягкотелых, рыбах и т. д., все в восходящем порядке. В конце третьей части Бонне говорит «о переходе четвероногих к человеку». «Большой промежуток между человеком и четвероногими занимают обезьяны и ближайшие к ним животные, виды которых очень многочисленны и постепенны. От таких, которые всего ближе граничат с настоящими четвероногими, можно постепенно перейти к высшему и главному виду, столь близко подходящему к человеку, что его назвали поэтому оранг-утан, т. е. лесным человеком. Особенно здесь невозможно не признать постепенной последовательности существ, и таким образом подтверждается известный принцип немецкого Платона, что природа не делает скачков.[5] Как поразительно далеко отстоит человек от собаки, и тем не менее между ним и собакой тянется почти непрерывная цепь. Следуя за нею, мы с удивлением доходим

до существа, столь похожего на человека, что отличительные признаки его уже не составляют видовых признаков, а являются, повидимому, простыми разновидностями». «При рассмотрении внутреннего устройства этого странного существа оказывается, что в этом отношении оно не менее приближается к человеку, как и наружными признаками. Обозревая главные черты сходства и несходства, открываемые анатомией, нужно удивляться тому, как число последних мало и как они сами незначительны, тогда как сходства столь заметны и столь многочисленны».

Хотя автор новейшей и наилучшей истории зоологии — Виктор Карус[6] — и утверждает, что во всех своих рассуждениях Бонне исходит от догмата неизменяемости видов, «не упоминая о какой-либо возможности изменения», тем не менее чтение седьмой части сочинения женевского натуралиста убеждает нас в противном. В этом отношении имеют особенное значение следующие места: «Если может быть какой-нибудь источник вырождения видов, то он, очевидно, лежит в оплодотворении. При оплодотворении семян одного растения пылью другого в результате получаются средние образования, род мулов, как мы уже видели»... «Если вы обратитесь к другим поводам вырождения, к особенностям почвы, влажности или сухости и т. п., то легко будет доказать вам бессилие таких причин. Но превратите ли вы с их помощью грушевое дерево в яблоню? Разве строение пшеницы оттого, что она травянистое растение, а не дерево, не так же существенно определено?»... «Но быть может почва, ее обработка и другие особенные условия имеют такое большое влияние на размеры и известные признаки, что в состоянии сделать виды неузнаваемыми? Один сделается тут карликом, а другой — в ином месте — великаном! Но не заблуждайтесь на этом пути. Исследуйте обоих внимательно, и вы отыщете вид среди этих обманчивых изменений. Также могут изменяться и образы, и еще более затемнят вид. Но удвойте ваше внимание, и вы откроете это затемнение»... «Мул бесплоден; но это не доказывает, что таково свойство всех мулов. Между птицами встречаются мулы, которые, как говорят, размножаются. Следова-

тельно, такие же мулы могут находиться и у других видов животных, преимущественно же у растений. Все, что мы у этих последних означаем названием вида, не представляется более *первобытным*. У них существуют *производные* виды, которые все более и более удаляются от главного ствола, соединяются и получают образ, совершенно закрывающий истинное происхождение. Нужно удивляться тому, что естествоиспытатели не произвели в этом направлении опытов над насекомыми, которые, можно думать, привели бы к хорошим результатам», и т. д.

Отсюда ясно, что Бонне считает возможным изменение видов как у растений, так и у животных, но только объясняет происхождение производных видов путем скрещивания и считает в этом отношении бессильным непосредственное влияние внешних условий. В этом отношении Бонне более сходится со взглядом Линнея, чем с теорией «вырождения видов» Бюффона.

Прежде чем перейти к рассмотрению теоретических воззрений этих двух главных представителей биологического естествознания прошлого столетия, я должен еще коснуться некоторых сторон учения Бонне. Устанавливая «лестницу природы» и смотря на мироздание как на одну непрерывную цепь, Бонне, однакоже, сам приходит к убеждению, что эту цепь нельзя себе представить в виде бесконечной нити, тянущейся в одном направлении; он сам видит, что органический мир не может быть размещен в один ряд, так как отношения между организмами более сложны. Вот наиболее убедительное место: «Лестница природы может быть не прямая; она может иметь с одной и другой стороны главные ветви, от которых в свою очередь отходят побочные ветви». Таким образом, уже Бонне пришел к той мысли, что органический мир, рассматриваемый с точки зрения родства его членов, может быть схематически сравнен с древовидно разветвленным стволом, следовательно,— к мысли, которую так часто повторяют новейшие дарвинисты.

К числу существенных пунктов во взглядах Бонне нужно еще отнести высказанную им мысль о «стиле» построения животных, так как она может быть с полным правом признана

за основание теории Кювье о типах животного царства, имеющей такое значение в современной зоологии. «В больших отделах животного царства природа держится приблизительно одного и того же стиля, который не изменяется даже в отрядах их. Здесь является сила и величественность тосканского стиля; там — грациозность и тонкость коринфского. Но спускаясь к насекомым, она, повидимому, совершенно изменяет план и от первых образцов оставляет елико возможно меньше остатков. Наконец, она, повидимому, вовсе покидает его при образовании гидры или колокольчатого полипа. Другим образцам она следует при образовании растений». Хотя наши теперешние воззрения на «тип» животного довольно существенно отличаются от понятия о «плане» построения, но во времена Кювье и его учеников оба понятия еще не были разграничены, и потому представления Бонне о «стиле» очень уже близко подходят к «типу» Кювье и фон-Бэра.

От Бонне, соединявшего в себе достоинства остроумного и точного наблюдателя с достоинствами мыслителя, мы перейдем теперь к воззрениям двух знаменитых натуралистов восемнадцатого века, имевших огромное влияние на развитие науки об организмах.

Первое место в этом отношении занимает *Линней*, считаемый многими основателем описательной зоологии и ботаники. Не задаваясь широкими философскими вопросами, он поставил себе целью облегчить изучение организмов и употребил все старание на то, чтобы построить систему животного и растительного царства. С этой целью он придумал употребляемую и ныне двойную номенклатуру и представил краткое, очень сжатое и в то же время ясное и толковое описание организмов. Хотя он не считает идеалом систематики искусственную систему и стремится создать естественную, тем не менее у него и тут на каждом шагу проглядывает односторонность. Так, например, весь класс птиц он делит на отряды, основываясь единственно на форме клюва, а для классификации насекомых берет за основание форму крыльев и т. п.

Хотя Линней и повторяет известное выражение Лейбница: «natura non facit saltum», но оно у него является не существенным основным принципом, как у Бонне, а напротив, представляется пришитым и не связанным с остальными воззрениями. Линней нигде не указывает на соединительные звенья, которым Бонне отводит столько места, а наоборот, всюду ударяет на отличия, что всего более удобно для систематика, стремящегося все подвести под определенную категорию и вставить в резко очерченные рамки. В то время как Бонне, в силу того же принципа: «natura non facit saltum», старается показать, что между тремя царствами природы не существует резкой границы, Линней удовлетворяется своим знаменитым изречением: «Mineralia crescunt, vegetabilia crescunt et vivunt, animalia crescunt, vivunt et moventur».[7] Но соответствует ли такое определение действительности и как согласить его с принципом постепенности в природе,— на этом Линней не находит нужным останавливаться. Ввиду этого легко притти к предположению, что изречение об отсутствии скачков в природе было принято Линнеем как распространенное в то время убеждение, а не было выработано и придумано им лично.

Относительно вида Линней также ограничивается краткими и резкими выражениями, не подкрепляемыми научными доводами: «Существует столько различных видов,— говорит он,— сколько было создано в начале различных форм». «Сходное всегда производит сходное», и оттого новые виды не могут производиться теперь, так же как не производились и прежде («Nullae species novae hodiernum producuntur; nullae dantur novae species»). Несмотря на то, что еще в прошлом столетии опытные натуралисты видели односторонность линнеевского направления (Паллас называет Линнея «увлеченным системой чересчур схоластически-искусственной»), оно тем не менее взяло верх в силу своей пригодности для специальных занятий и школьного преподавания. Сам Линней был профессором (в Упсале) более двадцати пяти лет и затем передал кафедру своему сыну. В числе его непосредственных учеников были такие

известные натуралисты, как Шребер и Фабрициус, а последователей и приверженцев он имел во всех странах Европы. Отсюда понятно влияние его на направление естествознания во всей Европе, влияние, заметное и по настоящее время. Еще при жизни Линнея его «Система Природы» выдержала двенадцать изданий и сделалась настольной книгой натуралистов.

Не следует, однакоже, думать, чтобы Линней в течение своей продолжительной деятельности всегда оставался верен своим принципам. В последних своих сочинениях он говорит о виде уже не в прежнем тоне; он не считает его таким неизменным и прочным. В форме предположения и очень осторожно он высказывает мысль, что «быть может, все виды одного рода составляли в начале один только вид» и размножились потом путем образования плодовитых ублюдков. Таким образом, он тановится в разрез с своим прежним принципом: «nullae species novae», который и вычеркивает в последних изданиях (начиная с десятого) «Systema Naturae», и доходит даже до предположения, что новые виды, открытые после Турнефора (первая половина восемнадцатого века), только что образовались путем скрещивания между прежними видами.

Так как новое воззрение Линнея было высказано им в форме гипотезы и притом не вошло в его главные сочинения «Systema Naturae» и «Philosophia botanica», то оно не могло распространиться в такой степени, как его первоначальные взгляды, чем и объясняется, что Линней и прежде, и теперь играет роль родоначальника и главного представителя учения о постоянстве видов и служит в этом отношении образцом для многих первоклассных ученых.[8] Мне неизвестно, заимствовал ли Бонне свой взгляд на «производные» виды у Линнея, но несомненно, что высказанная обоими теория образования видов путем ублюдков не нашла большого сочувствия и, напротив, встретила отпор со стороны такого авторитета, как Паллас. «Как ни правдоподобной кажется эта гипотеза,— говорит этот ученый (в 1780 г.), — которую автор (Линней) распространяет даже на животных, правдоподобна же она особенно вследствие существования родов,

многочисленными количествами видов которых природа населила некоторые части земли, однакоже большие затруднения, встречаемые, при всем искусстве человека, в деле произведения ублюдков между двумя различными видами, доказанная фактами невозможность размножить такие ублюдки в особые виды или расы»... «все это противопоставляет факты простой вероятности и заставляет считать все виды, которые природа делает сходными или которые связывают роды, первобытными, проектированными в первом плане творения и назначенными для образования той цепи существ, которой мы восхищаемся, не имея возможности объяснить ее», и т. д.[9]

Теоретические воззрения *Бюффона* также подвергались значительным колебаниям и изменениям в уме их автора; но в то время как Линней всем представляется прототипом сухого систематика, отгоняющего философию и настаивающего на постоянстве видов, Бюффон является, наоборот, врагом всяких рамок и классификаций и представителем ученого с живым и философским умом, не останавливающегося ни перед какими задачами и смело решающего вопрос о преемственном происхождении видов.

С давних пор уже на Бюффона стали смотреть как на антитезу Линнея и радоваться тому, что эти два великих человека жили в одно время и тем облегчили отыскание среднего, связывающего обе крайности пути. Интересно в самом деле, что первый, подобно Бонне, никогда не был профессором, тогда как Линней преподавал науку более четверти столетия. Быть может, в связи с этим находилось то, что Бюффон относился несравненно свободнее к науке, не связываясь никакими формами и требованиями школьного дела. Бюффон всегда излагал свои мысли с большой подробностью и написал множество книг, тогда как Линней писал афоризмами, не снабженными, как мы видели, доказательствами и комментариями.

Бюффон был знаком с философскими теориями, и он нередко ссылается на классических философов, Декарта и Лейбница. Подобно последнему, он учит также о постепенности в органи-

ческом мире, но у него нет той последовательности и цельности, какую мы видели у Бонне. Бюффон посвящает целую главу сравнению животных с растениями и, подобно Бонне, приходит к убеждению в отсутствии резких границ между обоими царствами. «Можно убедиться в том, — говорит он,* — что животные и растения суть существа одного порядка и что природа, повидимому, переходит от одних к другим, помощью незаметных оттенков, так как оба царства имеют между собою существенные и общие сходства, но не представляют никакого отличия, которое бы могло считаться таким». Но это убеждение не становится для Бюффона поводом построения «лестницы природы» Бонне, и вообще он не доходит до идеи о постепенном размещении организмов, от низших к высшим. В изложении Бюффона мы видим обратный порядок, принятый Линнеем и сделавшийся общераспространенным. Идеи Бюффона о положении человека в природе также не вяжутся с общим законом непрерывности и стоят неизмеримо ниже изложенных выше убеждений Бонне. Хотя он и признает физическое сходство человека с животными, но видит пропасть между ними в духовном отношении и потому в своем сочинении отводит человеку совсем особое место.[11]

В нескольких местах своих сочинений Бюффон касается вопроса о виде и происхождении животных, но всего подробнее он рассматривает его в главе «О вырождении животных».**[12] Глава эта настолько замечательна, что на ней следует остановиться. Прежде всего Бюффон говорит о человеке и различных расовых видоизменениях, которые он приписывает влиянию климата. Это влияние, так же как и влияние других внешних деятелей, скорее и резче действует на животных, так как они несравненно ближе к природе, чем человек: пищу они потребляют не в измененном виде, а в первобытном, от холода не могут защищаться ни одеждой, ни отоплением. Вот почему распространение животных не столь обширно, как человека, а ограничено известной географической областью. И если животным приходится остав-

* Histoire naturelle, т. XVII, An dix, стр. 16.[10]

** Histoire naturelle, т. XXII, An huit, стр. 315—396.

лять родину и переселяться в страны с другим климатом, «то природа их претерпевает такие сильные и глубокие видоизменения, что ее с первого взгляда невозможно распознать». Изменения усиливаются еще более в том случае, когда вмешивается в дело человек со своим стремлением к приручению и порабощению животных. «Температура климата, количество пищи и невзгоды порабощения — вот три причины изменения, уклонения и вырождения животных». Далее он указывает на примеры влияния приручения и климата на некоторых домашних млекопитающих и приходит к выводу, что «вообще влияние пищи более велико и производит более чувствительные результаты у животных, питающихся травою и фруктами; те же, напротив, которые живут только добычей, изменяются менее под влиянием этой причины, нежели под влиянием климата» (329). Затем Бюффон приводит еще несколько примеров изменений домашних животных (собаки, верблюда), а потом переходит к животным в диком состоянии. Хотя эти последние и не подвержены такой большой изменчивости, как домашние, тем не менее они варьируются, смотря по различию климата, но не вырождаются, подобно домашним. Изменения диких животных могли бы быть еще меньше, если бы они могли быть полными хозяевами своей обстановки; «но так как они во все времена были гонимы человеком или даже теми из них, которые отличаются наибольшей силой и злостью, то большая часть должна была бежать, покинуть родину и привыкнуть к менее благоприятным условиям» (335).

Но вообще говоря, и климат и пища не имеют большого влияния на диких животных, изменчивость которых зависит главным образом от другого фактора: «она пропорциональна числу индивидуумов, как тех, которые производят, так и тех, которые произведены». Самки, не меняющие самца в течение целой жизни, дают более сходное между собою потомство, тогда как в тех случаях, когда самка меняет нескольких самцов, новое поколение представляется более изменчивым. «А так как во всей природе нет ни одного индивидуума, который бы вполне походил на другого, то изменчивость животных тем более, чем больше число

детенышей и чем чаще они рождаются» (336). Вот почему «низшие виды, т. е. мелкие животные, плодящиеся чаще и в большем количестве, чем высшие виды, подвержены и большей изменчивости» (336). «Крупные виды настолько же постоянны, насколько мелкие изменчивы» (337). Далее идет длинный ряд примеров в доказательство этого положения.

«Но после взгляда, брошенного на эти изменения, указывающие на особенные уклонения каждого вида, является соображение более важное, кругозор которого гораздо более обширен; это именно мысль об изменении самых видов, — дегенерация более древняя и для всех времен незапамятная, которая, повидимому, совершилась во всяком семействе, или, пожалуй, во всяком роде, т. е. в соединении соседних и мало отличающихся друг от друга видов» (345). «С этой точки зрения лошадь, зебра и осел — все трое будут членами одного семейства; и если принять лошадь за главный источник или ствол, то зебра и осел будут боковыми ветвями его» (346). Затем Бюффон указывает на способность осла и лошади давать ублюдки, которые представляются в большинстве случаев неплодовитыми, откуда, однакоже, не следует заключать, чтобы неплодовитость была необходимым свойством всех вообще ублюдков.

Результат своих соображений Бюффон формулирует следующим образом: «сравнивая таким образом все животные, и сводя каждое к своему роду, мы увидим, что двести видов, историю которых мы описываем, могут быть сведены к довольно незначительному числу семейств, или главных источников, из которых, быть может, произошли все другие» (375). Под влиянием этой мысли Бюффон начинает перебирать млекопитающих и делить их по местонахождению в Старом или Новом Свете. Затем он начинает сравнивать животных обоих материков и приходит к очень интересным и замечательным выводам. Так, например, говоря о хищных зверях Старого и Нового Света, он указывает на существование большого сходства между ними и ударяет на то, что некоторые из них стоят ближе к родичам другого континента, нежели к своим соседям; так, африканская

пантера менее отличается от бразильского ягуара, чем этот последний — от кугуара, находящегося в той же стране. «Можно бы думать с достаточным основанием, — заключает Бюффон это сравнение, — что эти животные имели общее происхождение, и предположить, что, перейдя некогда с одного материка на другой, их нынешние отличия произошли только вследствие долгого влияния их нового положения» (390). Бюффон продолжает очень серьезный анализ родства между животными двух материков, но при этом наталкивается на такие примеры, которые не могут быть объяснены помощью предыдущих соображений. Таких оригинальных животных, каковы, например, ленивцы и морские свинки, он не считает себя вправе произвести от животных Старого Света, именно ввиду только отдаленного сходства с ними. «Более основательно думать, что некогда оба материка были связаны или непрерывны и что виды, занявшие некоторые страны Нового Света, ввиду представившихся более благоприятных условий земли и неба, в них замкнулись и отделились наступавшими морями, когда они разобщили Африку от Америки» (395). «Итак, нужно, — заключает Бюффон свою главу о вырождениях, — для того, чтобы объяснить происхождение этих животных, взойти к временам, когда оба материка еще не были разделены; нужно вспомнить первоначальные изменения, совершавшиеся на поверхности земли, и в то же время нужно представить себе двести четвероногих животных сведенными к тридцати восьми семействам», и т. д. (395).

Можно не разделять воззрений Бюффона и признать непрочность некоторых его доводов, но нет никакого права смотреть на его теорию теми же глазами, как на хитросплетения дю-Малье относительно превращения летучих рыб в птицы как это, например, делает Зейдлиц в своем историческом очерке теории преемственности организмов. Нельзя не видеть остроумия и меткости многих взглядов Бюффона, один из которых, как будет показано впоследствии, совершенно тождествен с одной из мыслей Уэллеса. Представления Бюффона о географическом распределении млекопитающих в связи с теорией происхождения

их могут быть признаны за первое основание научной географии животных.

Изидор Жофруа Сент-Илер полагает, что Бюффон впоследствии изменил свои воззрения и, после столь крайнего учения об изменяемости видов, стал доказывать ограниченную изменчивость их, сходясь в этом отношении с его собственными взглядами. Но легко показать, что С.-Илер ошибается; для этого нужно только со вниманием прочесть соответствующее место его книги.* Он говорит, что Бюффон, после крайних воззрений на вид, стал признавать «постоянство видов, сведенное, однакоже, только к существенным чертам организации, и — изменчивость, но заключенную в тесные границы». В подтверждение этого С.-Илер цитирует одно место из сочинений Бюффона, написанное в 1765 г., т. е. за год до трактата «О вырождении животных», и потом приводит другое, написанное в 1778 г., следовательно, двенадцатью годами позже выхода в свет упомянутого трактата. Вот эта вторая цитата: «основная форма каждого животного сохранилась тою же и без изменения в главных своих частях... Индивидуумы каждого *рода* служат ныне представителями форм первых веков, *особенно высших видов*, потому что низшие виды чувствительным образом претерпели все действия различных причин *вырождения*». Из последней фразы явно следует, что Бюффон остается попрежнему приверженцем теории *изменяемости видовых признаков*. Нужно припомнить, что как низшие, так и высшие виды его относятся к классу млекопитающих, и что и в главе «О вырождении» он говорит: «крупные виды настолько же постоянны, насколько мелкие изменчивы»; из чтения же самой главы ясно следует, что Бюффон усматривает связь между ростом и высотой организации и крупные виды считает более высокими, а мелкие — более низкими. Если же он говорит о сохранении основной формы (forme constitutive) в главных частях (dans ses principales parties), то тут должны подразумеваться не ви-

---

* Histoire naturelle générale des règnes organiques, т. II, 1859, стр. 383—391.

довые признаки, а более крупные, как, например, признаки класса или отряда. Следует еще иметь в виду, что Паллас, критикуя в 1780 г. идеи Бюффона, упоминает об изменениях, совершившихся в убеждениях французского натуралиста, но останавливается на главе «О вырождении животных» как окончательной форме, в которой выразились его идеи об изменяемости видов.[13]

Так как сочинение Палласа, которое я имею теперь в виду, т. е. «Мемуар об изменяемости животных»,* содержит в себе не только критический взгляд на мнения Линнея (см. выше) и Бюффона, но и собственные убеждения знаменитого натуралиста-путешественника, то я считаю всего более уместным теперь же сделать обзор этих мнений, имевших большое влияние на дальнейший ход развития зоологии.

Делая всевозможные уступки, *Паллас* не может признать ни за влиянием климата и других внешних условий, ни за влиянием усиленной плодовитости и, следовательно, многочисленности потомства того могущественного действия на изменения организмов, на котором настаивает Бюффон. «Некоторые очень многочисленные виды распространяются, не производя разновидностей, тогда как другие, менее многочисленные, изменяются значительно». Так, например, ласточки и мыши, несмотря на свою плодовитость и многочисленность, изменяются очень мало, так же точно как и байбак, оставшийся неизмененным от Польши до Лены;[14] суслик же, напротив, несмотря на свое сходство с байбаком, представляет очень значительные разновидности. Постоянство животных и самого человека в различных климатах очень значительно, и даже некоторые домашние животные, как, например, лошадь и осел, подвергшиеся наиболее измененным влияниям, сохранились с замечательным упорством во всех климатах. Если мы, с другой стороны, видим такую большую изменчивость у собаки, козы и овцы, то причину ее нужно искать

* Acta Academiae scientiarum Petropolitanae pro anno 1780. Pars posterior, стр. 69.

не в изменениях внешних условий, а во «влиянии воспроизводительных сил», т. е., другими словами, в искусственном скрещивании нескольких основных видов. В естественном же состоянии эти воспроизводительные силы (forces génératives) стремятся к укреплению постоянства форм, а не разнообразия их. «Единственно от этих сил зависит фамильное сходство, замечаемое на лицах и в очертании головы целых наций. Я очень уверен, что цвет и волосы негров более зависят от этой причины, чем от климата» и т. д. Вообще, замечает Паллас, «влияние воспроизводительных сил пересиливает и уравновешивает все другие причины, могущие изменить наружность животных» (98).

Из предыдущего явствует уже отношение Палласа к вопросу об изменяемости видов. Вот выдержки, формулирующие его взгляды: «...все (сказанное) противопоставляет факты простой вероятности и заставляет считать все виды, которые природа делает сходными или которые связывают роды,— первобытными, проектированными в первом плане творения и назначенными для образования той цепи существ, которой мы восхищаемся, не имея возможности объяснить ее, так же как и выбор, согласие и смесь цветов и украшений, которые тоже творческая сила употребила для украшения своих произведений» (75). И далее: «Итак, если природа неприступными препятствиями инстинкта, бесплодия ублюдков и слабых или несовершенных особей и, наконец, распределением видов в различные части земли сделала то, что уклонение способностей, распространяющих и сохраняющих чистоту видов, почти никогда не может встречаться у диких животных; если такие животные не смешались или, по крайней мере, не были в состоянии произвести постоянные расы, как это ежедневно доказывается скрещиванием некоторых насекомых,— то нужно отказаться от этого предполагаемого изменения вида, произвести которое никакая другая сила не была бы в состоянии, и признать для всех видов, отличие и постоянство которых нам достаточно известно, общее происхождение и эпоху» (101).

Итак, вид есть единица постоянная и неизменная. Но что же значат тогда все вариации, наблюдаемые в дикой природе, а еще более — в мире прирученных животных и растений? Паллас отвечает на это следующим образом: «Уклонения от типа видов, обнаруживающиеся в течении поколений, но не нарушающие единства вида, составляют собственно *естественные разновидности*, гораздо менее обыкновенные, особенно между дикими животными, нежели непостоянства прирученных видов». «Всего чаще эти видоизменения свойственны одним только *индивидуумам*; иногда же они *встречаются у целых рас* и пребывают до тех пор, пока сохраняется произведшая их причина или пока не исчезло влияние, оказанное ею на размножение» (101).

Влияние приведенных аргументов и мнений Палласа должно было быть очень значительно. Ученый этот никем не мог быть уличен в односторонности, подобно Линнею или даже Бюффону. Как путешественник он собрал много драгоценнейших данных об образе жизни и географическом распространении организмов, и эти-то сведения дали в его руки богатый материал для серьезного обсуждения вопроса об изменяемости. Кроме того, он был и кабинетным ученым, давшим очень многосторонние и до сих пор образцовые описания животных и растений. Сочинения его по антропологии и этнографии справедливо считаются классическими, и теперь никому не придет в голову сравнивать их с трактатом Бюффона о человеке, составленном по разным путешествиям, где без критики и доказательств накопляются самые нелепые данные. Репутация и авторитет Палласа были настолько велики, что некоторые ставили его выше Линнея и Бюффона. Но влияние его в деле вопроса «о виде» было, вообще говоря, в смысле благоприятном так называемому линнеевскому направлению. Больше самого основателя его Паллас настаивает на постоянстве вида и все случаи изменчивости относит к вариететам, или расам. Но это, разумеется, нисколько не мешает ему усматривать сходство между различными животными и устанавливать между ними идеальную связь, в виде предположения об

общем плане устройства. Паллас * еще резче, чем Бонне (см. выше), высказывает мысль о том, что организмы не могут быть поставлены в один непрерывный ряд, но должны быть группированы в форме дерева, корень которого занимают самые низшие организмы, а два ствола составляют животное и растительное царства. Каждый из этих стволов в свою очередь разветвляется, причем Паллас указывает даже на значение отдельных ветвей. Итак, идея о связи членов органического мира осознана очень ясно, но только не в форме кровного родства, как представляют ныне, а в форме какого-то общего идеального плана.[15]

Изложенный очерк воззрений трех главных представителей биологического естествознания в прошлом столетии убеждает нас, что в то время очень серьезно ставился и обсуждался вопрос о виде и его изменяемости. Мы видели остроумные и широкие обобщения Бюффона и солидные критические взгляды и опровержения Палласа. Мы знаем, какое обширное значение придавал первый непосредственному влиянию внешних условий и насколько Паллас старался умерить это значение. Все эти вопросы не отжили свой век, и теперь еще относящиеся к ним трактаты прошлого столетия сохраняют большое значение. Мы знаем также, что рядом с понятием о виде еще обособилось представление о разновидности, или расе, как о воплощении изменчивости, и, кроме того, еще видим, что независимо от вопроса о происхождении видов в восемнадцатом столетии стали говорить о стиле и общем плане построения животных и о разветвленной форме схематического изображения взаимного родства организмов.

Теперь нам предстоит рассмотреть, как развились далее эти воззрения и насколько привились и распространились они в науке и в образованном мире вообще.

Всего большее развитие и распространение получило линнеевское направление. Облегченное изучение животных форм сделалось предметом занятия многих ученых, результатом чего

* Elenchus Zoophytorum, 1766, стр. 23.

явилась специальная разработка отдельных групп животного царства. Стали появляться руководства и учебники, число которых особенно увеличилось в Германии, составленные в духе Линнея.

Особенно выдающимся было «Руководство к естественной истории» Блуменбаха (1779), явившееся как бы в качестве несколько подновленного продолжения Линнея. Блуменбах, получивший знаменитость главным образом как антрополог, встретился на этом поле с одним из самых резких примеров изменяемости и потому в свое определение вида включил и момент вариации. Таким образом, он полагает, что вид не есть собрание особей «вполне сходных, но сходных настолько, чтобы отличия могли быть приписаны вырождению». Отсюда явно, Блуменбах смотрит на вид как на нечто прочное и постоянное, тогда как изменения относит к разновидностям, заключающимся внутри рамок вида, т. е. в общем сходится с воззрениями, всего резче формулированными Палласом. В приложении к антропологии Блуменбах выводит из этого принципа, что человеческий род составляет один вид, тогда как расы имеют значение только разновидностей.

Не подлежит сомнению, что большинство ученых, преподававших науку с кафедры и писавших руководства, следовательно таких, которые имели всего большее влияние на образование школы, придерживались гораздо более Линнея и Палласа, чем Бонне и Бюффона, и вообще были несравненно более склонны к систематической формалистике, нежели к философским обобщениям. Но, с другой стороны, несомненно и то, что были в те времена и зоологи, старавшиеся не столько о накоплении и распределении деталей, сколько о соединении их общей идеей и о проникновении в глубь органического мира, поражавшего всегда своей полнотой и гармонией. Таким образом, развивалась идея о плане построения организмов и о механическом происхождении их.

Из числа ученых с таким философским направлением мы можем привести здесь *Ласепеда*, написавшего отдел о рыбах

в «Естественной истории» Бюффона. В первой главе этого отдела, озаглавленной: «О действии искусства человека на природу рыб», высказано много мыслей об изменяемости органических форм.[16] Ласепед систематически разбирает различные приемы, употребляемые человеком с целью улучшить и изменить породы рыб, и сводит их к следующим четырем способам: улучшению количества и качества пищи, защите, различного вида принуждениям и выбору самцов и самок для размножения вида. Он подробно рассматривает вопрос об искусственном образовании помесей и указывает на важное значение их в деле усовершенствования пород.

Вообще Ласепед допускает в самых широких размерах влияние человека на природу рыб и думает, что искусственным путем можно в конце концов произвести «настоящие постоянные и отличные виды». Изменения же, производимые человеком, французский ихтиолог считает мерилом естественных видоизменений. «Искусственные виды будут служить меркой естественных видов,— говорит он.— Виды, которые произведет человек, частью влиянием на находящиеся в его власти индивидуумы, частью же скрещиванием между соседними или отдаленными друг от друга видами, будут служить важным средством сравнения и дадут понятие о видах, которые произвела или произведет природа в течение веков». Из этой последней фразы, так же как и из многих других выражений, ясно вытекает, что Ласепед стоит за изменчивость вида, совершающуюся притом несколькими путями. Как ни сильным считает он влияние человека, тем не менее он признает его ничтожным в сравнении с изменениями, произведенными природой в течение веков.

В конце рассматриваемой нами главы Ласепед высказывает следующее соображение: «Два великие рода воззрения на оживленный мир достойны полного внимания истинного натуралиста,— говорит он.— С одной стороны, можно думать, что в очень древние времена существовало только несколько первобытных видов животных, которые способами, сходными с употребляемыми человеком, произвели, силою природы, вторич-

ные виды; эти же последние — сами собою или скрещиванием с первобытными породами — третичные виды и т. д. С другой стороны, можно предположить, что в первые времена природой были употреблены все средства, что она тогда же осуществила все формы, развила все органы, пустила в ход все способности и произвела все живые существа, которые только может представить себе самое причудливое воображение; но что из этого бесконечного числа видов те, которые получили только несовершенные средства к пропитанию, сохранению, размножению, *постепенно исчезли*, и что изо всего остались, наконец, только те высшие виды, *существа лучше одаренные*, которые населяют теперь землю».

«Какое бы мнение ни одержало верх относительно точки исхода созидательной природы, т. е. принятие ли прогрессивного увеличения или же постепенного уменьшения, во всяком случае настоящее положение вещей допускает только одно толкование живой природы и заставляет считать ее колеблющеюся между двумя великими пределами, положенными на одном конце малым числом первобытных видов, а на другом — бесконечностью всех видов, какие только можно представить. Природа постоянно стремится то к одному, то к другому из этих двух пределов, не имея возможности теперь приблизиться к ним...» Другими словами, в настоящей, живой природе мы замечаем обособление, или образование новых видов, т. е. стремление к одному предположенному Ласепедом пределу, и в то же время видим уменьшение видов, т. е. исчезновение плохо одаренных и переживание *лучше одаренных* из них. Учение это, более всего остального, произведенного в восемнадцатом столетии по отношению к вопросу об изменяемости видов, приближается к сущности дарвинизма, т. е. к учению о естественном подборе, или переживании наиболее приспособленными.*

---

* Гис (Archiv für Anthropologie, т. IV, 1870, стр. 355) утверждает, будто Мопертюи в вышедшей в 1746 г. книге «Venus physique» устанавливает уже воззрения о происхождении видов, наиболее подходящие к дарвиновским. Но из приведенных цитат этого никоим образом нельзя вывести.[17]

К числу ученых прошлого столетия, касавшихся вопроса об общем происхождении видов, должен быть отнесен еще *Эразм Дарвин* (дед Чарльза), издавший в 1794 г. «Zoonomia». В этом сочинении, содержащем в себе общий физиологический и патологический очерк животного организма, Э. Дарвин старается распространить мнение Линнея об образовании растительных видов путем скрещивания и на животное царство. «Возможно, — говорит он,* — что все животные произошли первоначально через смешение немногих естественных отрядов».[18]

Представив краткий очерк главнейших моментов научных идей восемнадцатого столетия по вопросу о виде, я перехожу теперь к изложению чисто философских взглядов на этот вопрос. При этом мы на каждом шагу будем наталкиваться на вещи, не выдерживающие самой поверхностной научной критики; но не это нам важно.

Существенным является выраженная в этих философских построениях потребность рационального объяснения общих вопросов об организованном мире вообще и человеке в частности. В то время как ученые могли удовлетворяться собиранием фактов, группированием их в общие категории и деланием только неизбежно вытекающих выводов, философы, наоборот, могли остановить свое внимание только на самых общих вопросах, важных для построения нового миросозерцания.

В ряду таких мыслителей одно из первых мест занимает француз *дю-Малье*. Хотя он занимался научно-геологическими вопросами, но в деле теорий о происхождении и развитии организмов он до такой степени теряет всякую научную почву, что никоим образом не может быть поставлен наряду с Бюффоном, Ласепедом и другими.

В изданном впервые, в 1748 году, сочинении «Тельямед, или беседы индийского философа с французским миссионером об уменьшении моря» дю-Малье пространно разви-

* Zoonomia, 1795, второй отдел, гл. XXXIX, 6.

вает свои натурфилософские воззрения. Обнажение материков он приписывает испарению первобытного моря, заселение же их он объясняет превращением морских животных в пресноводные. На превращение это он смотрит, как на вещь весьма простую, и даже решается подробно излагать ход его. Так, например, птиц он считает за изменившихся летучих рыб, которые, будучи занесены ветром на материк, подверглись действию новых условий. «Под влиянием воздуха плавники их разлезлись, причем поддерживавшие лучи превратились в перья, а высохшие оболочки образовали бородку; в то же время кожа покрылась пухом, брюшные плавники обратились в ноги, тело получило новую форму, шея и клюв удлинились, и, таким образом, рыба стала птицей».

Хотя Катрфаж,* ученый, напомнивший современному миру сочинение дю-Малье, и старается привести в оправдание низкий уровень науки прошлого столетия, но заходит в этом отношении слишком далеко.

На предыдущих страницах мы видели нередко очень смелые теории натуралистов восемнадцатого века, но никто из них не вступал настолько в область фантазии, как дю-Малье. Никому, знакомому с основами зоологии, не могло притти в голову серьезно говорить о превращении костяных плавниковых лучей в роговые перья, и уже одно это свидетельствует о крайне дилетантском отношении автора «Бесед индийского философа». Современники его очень хорошо понимали это, что видно из сделанного Палласом сравнения теорий дю-Малье с овидиевыми метаморфозами.

Другой автор, приводимый Катрфажем в качестве предшественника Дарвина, *Робине*, еще более, чем дю-Малье, уходит в область фантазии. Исходя из принципа постепенности Лейбница, Робине раздувает его до крайности, наглядно представляя нам пример вреда одностороннего метода. Таким образом,

* Les précurseurs français de Darwin, в «Revue des deux Mondes», 1868, стр. 836—845.

ввиду невозможности провести резкую границу между мертвой и живой материей, он считает все вещество вообще одаренным жизнью. Оно целиком состоит, по его мнению, из зачатков, которые производят как неорганизованные тела, так и самые организмы. Виды для него не существуют вовсе: в природе мы видим только неделимые, которые связаны друг с другом переходами и которые все вместе составляют одно общее неразрывное целое. Все формы, встречаемые нами в природе, преходящи, и вообще в природе все изменчиво и подвижно. Движение это совершается в прогрессивном направлении, выражающемся в постепенном преобладании силы над материей. От минералов оно переходит к растениям, затем к животным, а потом к человеку. Но и тут оно не останавливается, так как могут существовать формы более тонкие и силы более действительные, чем те, которые входят в состав человека. Наконец, быть может, сила в состоянии будет вовсе покинуть материю и дать начало новому миру. Но, идя по пути к совершенству, природа начинает с попыток, и вот почему многие камни так сходны с органами человека: одни похожи на сердце, другие на мозг, третьи на череп, ногу и т. п. Таким образом, уклонения от нормы, встречающиеся в настоящее время, должны быть рассматриваемы как попытки к произведению более совершенного существа, чем нынешний человек, и нередкие случаи гермафродитизма ясно указывают цель, к которой стремится природа: наступит время, когда в человеке соединятся свойства и прелести Аполлона и Венеры, и тогда только, быть может, будет достигнута высочайшая степень человеческой красоты...[19]

Несравненно большее значение имеет для нас «Système de la Nature», приписываемая обыкновенно *Гольбаху*, так как она знакомит нас с воззрениями целой философской школы прошлого столетия.

Книга эта, вышедшая в 1770 г. и наделавшая в свое время много шуму, была составлена или целым кружком людей, или же под влиянием этого кружка, собиравшегося у барона Гольбаха. К числу друзей последнего принадлежали

Дидро, д'Аламбер, Тюрго, Кондильяк, Ж. Ж. Руссо и, между прочим, Бюффон, влияние которого, быть может, отразилось в той стороне «Системы», которая нас теперь занимает. В шестой главе первой части, в которой идет речь о физической и нравственной природе человека, ставится, между прочим, вопрос и о происхождении человека. «Существовал ли человек во все времена?» «Были ли всегда люди, похожие на нас, и будут ли они всегда находиться потом?» «Виды без начала будут ли также и бесконечны? Неразрушимы ли эти виды, или они преходящи, подобно неделимым? Человек был ли всегда тем, чем он есть теперь, или же, прежде чем достигнуть своего настоящего состояния, он должен был пройти через бесконечный ряд постепенных стадий»* и т. д. В ответ на эти вопросы являются соображения, из которых явствует, что «Système de la Nature» безусловно принимает теорию постепенного происхождения организмов. Вот выдержка, доказывающая это: «Человек, подобно всему существующему на нашей и других планетах, может быть рассматриваем находящимся в постоянном изменении. Поэтому последний срок существования человека нам столь же неизвестен и безразличен, как и первый. Таким образом, нет никакого противоречия в мысли, что виды беспрестанно изменяются; и нам столь же невозможно знать того, что с ними станется, как и того, чем они были?» «Тех, которые спросят, почему природа не производит новых существ, мы в свою очередь спросим, на каком основании они полагают этот факт. Кто дает им право предполагать такое бесплодие природы? Разве они знают, что в сочетаниях, слагающихся ежеминутно, природа не занята произведением новых существ?» и т. д. (103).

В приложенном к концу книги кратком обзоре (озаглавленном: «Le vrai sens du Système de la Nature») вопрос о происхождении человека резюмируется следующим образом: «Вероятно, что человек составляет произведение, свойственное только нашей планете, на которой другие произведения и сам человек

* Systéme de la Nature, par le *Baron d'Holbach*, т. I, 1821, стр. 97.

изменяются в силу различия климатов. Он, несомненно, родился от обоих полов и будет существовать до тех пор, пока сохранится сочетание его с земным шаром. Если бы оно прекратилось, то человеческий род должен будет уступить место новым существам, способным сочетаться с свойствами, которые будет иметь тогда наша планета» (II, 432).

Если мы от кодекса материализма прошлого столетия перейдем к главному представителю немецкого идеализма, то увидим, что при всем различии основных философских взглядов обе школы сходятся довольно близко по отношению к занимающему нас вопросу. Высказав мысль о произвольном зарождении живых существ и изменении одних организмов в другие, *Кант** прибавляет: «a priori, с точки зрения разума, противоречия тут нет. Но только наблюдение не представляет нам ни одного примера».

Основанием воззрения о преемственности органических форм служит Канту «сходство столь многих родов животных в известной общей схеме, лежащей в основании не только скелета, но и в распределении прочих частей»... «Эта аналогия форм, поскольку они, несмотря на все отличия, кажутся произведенными по одному общему прототипу, усиливает предположение настоящего родства между ними, в силу происхождения от общей первобытной матери путем постепенного приближения одного рода к другому, начиная... от человека и до полипа» и т. д. Хотя Кант нигде не выдает этого воззрения за установленную истину, но относится к нему, как к смелому предположению,** тем не менее он остается последовательным и считает возможным применить его в частном случае и к человеку.

* Kritik der Urteilskraft, изд. 2-е (первое вышло в 1790 г.), стр. 368—370.

** Kritik der Urteilskraft, прим. к стр. 370. Весьма важно замечание Канта, что в его время найдется мало натуралистов, которым не приходила бы в голову такая же гипотеза о происхождении органических форм.

Таким образом, говоря в своей «Антропологии» об одном изменении, происшедшем в человеке, он высказывает предположение о существовании эпохи, когда человек произошел вследствие видоизменения некоторых органов оранг-утана или шимпанзе.*

Лессинг также придерживался мнения о постепенном происхождении человека от какой-нибудь низшей формы и полагал, что у него сначала было меньше органов чувств.**

---

* Anthropologie, изд. 2-е, 1800, прим. к стр. 323.

** Цитировано в «Zeitschrift für Völkerpsychologie», т. VIII, 1875, стр. 276.



II

Очерк теоретических воззрений во Франции нынешнего столетия.— Ламарк.— Этьен Жофруа С.-Илер.— Кювье.— Исидор Ж. С.-Илер.

Начало нынешнего столетия составляет весьма важную эпоху в развитии теории происхождения видов. В 1801 г. появилась «Система беспозвоночных животных» Ламарка, в которой впервые были высказаны теоретические воззрения этого ученого относительно общего и последовательного происхождения организмов, воззрения, развитые затем с большей полнотою в появившейся в 1809 г. «Зоологической философии» и во введении к «Естественной истории беспозвоночных животных» (1815).

Ламарк был учеником и другом дома Бюффона, так что влияние последнего на научное развитие Ламарка вряд ли может быть подвержено сомнению. Следует, однакоже, заметить, что этот знаменитый ученый не сразу сделался поборником учения о преемственном происхождении видов. Подобно Бюффону, он сначала также мирился с принципом постоянства видов и только потом, в зрелом возрасте, вследствие долгих штудий и размышления, сделался приверженцем и главным представителем теории изменяемости и общего происхождения видов.

В основание своей теории Ламарк полагает чисто механическое воззрение на организованный мир. В числе его основных принципов мы встречаем следующие: «3-й *принцип*. Всякий факт или явление, наблюдаемое в живом теле, представляет в то же время и факт или явление из мира физического и продукт

организации. 4-й *принцип*. В природе не существует никакого вещества, которому было бы присуще свойство *жизни*. Всякое тело, обнаруживающее жизнь, являет, в качестве продукта его организации и в результате ряда движений, возбужденных в его частях, физический и органический феномен, составляющий *жизнь*, выполняющийся и продолжающийся в теле до тех пор, пока сохраняются в теле существенные условия для его произведения»* и т. д.

К числу весьма важных основных положений Ламарка нужно отнести еще то, в котором он предвосхищает Ляйелля, являясь основателем теории постепенности видоизменений земной коры и медленности геологических процессов. «Если принять во внимание, с одной стороны, что во всех своих действиях природа ничего не производит сразу и что она всюду поступает медленно и постепенно и, с другой стороны, что частные и местные причины переворотов, перемещений и пр. могут объяснить все, что наблюдается на поверхности земли, и несмотря на то подвержены ее законам и ее общему ходу, то окажется, что нет никакой надобности в предположении всемирной катастрофы, перевернувшей и разрушившей большую часть собственных произведений природы».**

Результатом механического воззрения на жизнь и убеждения в постепенности геологических изменений земного шара является мысль о преемственности и общем кровном родстве организмов. Путем тщательных зоологических исследований над низшими животными Ламарк пришел к заключению, что виды вовсе не облечены в столь тесные рамки, как это было признано наукой. Он увидел невозможность считать разновидности или расы за нечто столь существенно отличное от видов, как это принималось школою, и пришел к заключению, что «из разновидностей происходят виды». Таким образом, и априорные выводы из общих принципов, и индуктивные наведения при помощи

---

* Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, изд. 1-е, 1835, стр. 19.
** Philosophie zoologique, т. I, 1809, стр. 80.

отдельных фактов равно приводят к мысли об изменяемости видов и общем происхождении организованных существ.

Мысль эту Ламарк возводит в теорию, придавая ей целостный вид и обставляя ее многочисленными, но почти исключительно дедуктивными выводами. Вот существеннейшие пункты его теории. Первые живые существа на земле, т. е. самые низшие организмы, произошли путем произвольного зарождения, каким образом они появляются еще и ныне. «Пусть не говорят, что идея о *произвольном зарождении* есть только произвольная теория, лишенная основания, выдуманная древними и потом формально опровергнутая решительными наблюдениями. Древние, конечно, приписывали произвольному зарождению слишком большое распространение, имея о нем только одни догадки; они ошибочно прилагали его, что было легко обнаружить, но никоим образом не доказали, чтобы вовсе не происходило произвольного зарождения и чтобы природа не пользовалась им для произведения самых низших организмов» (Hist. nat., I, 148). Я привел эту цитату с целью показать свойство научных приемов Ламарка. Ограничиваясь с своей стороны одними логическими доводами a priori, он требует от противников фактических доказательств *несуществования* принимаемого им явления.

Итак, по мнению Ламарка, «простейшие животные и простейшие растения, стоящие на самой низшей ступени лестницы природы, произошли и происходят и ныне путем произвольного зарождения». Из таких организмов получились более высоко устроенные существа, в силу закона прогрессивного развития. Седьмая зоологическая аксиома Ламарка гласит следующее: «Природа, имевшая возможность во всех своих приемах действовать только постепенно, не могла произвести всех животных разом: она образовала сначала только самых низших и затем, переходя от них к более сложным, постепенно установила в них различные системы особых органов» и т. д. (l. c., I, 105). Таким образом, пересматривая все животные организмы, мы усматриваем в них постепенно усложняющиеся ряды, свидетельствующие о прогрессивном ходе развития животного мира. В основе этого

явления лежит «*сила жизни* (*le pouvoir de la vie*), результатом которой является усложнение организации и, следовательно, самая прогрессия» (l. c., 134) животного царства. Но этой одной силы недостаточно для объяснения всех сторон наблюдаемых явлений. Несомненно, «что общий план, т. е. это прогрессивное усложнение организации, был действительно выполнен этой первой силой»... «Но причина, посторонняя ей, причина случайная и потому изменчивая, врезалась там и сям в исполнение этого плана, не уничтожив его однакоже» (l. c., 113). «Эта-то вторая причина заключается в очень различных условиях, среди которых очутились различные животные при распространении по различным пунктам земной поверхности и в недрах вод. Условия эти побудили животных разнообразить их действия и образ жизни, изменить привычки и повлияли на очень неправильные изменения не только наружных частей, но даже то того, то другого отдела внутренней организации» (l. c., 114). Итак, организм животного является результатом действия как главной причины, т. е. силы прогрессивного развития, так и второстепенной причины, или «*видоизменяющей причины* (cause modifiante), производящей перерывы и разнообразные и неправильные уклонения в результатах первой причины» (l. c., 134). Видоизменяющее действие внешних условий, т. е. среды, нужно отнести к числу посредствующих влияний последней. Климат, новая обстановка вызывают новые потребности, так сказать, новые стремления, которые в свою очередь обусловливают появление новых органов. В этом заключается основная сторона теории преемственности Ламарка. Бюффон также говорил о влиянии среды как о причине видоизменяемости организмов при их переселении в новое место, но у Бюффона внешние условия действуют непосредственно; они уменьшают или увеличивают размеры, изменяют цвет кожи и шерсти и т. п. У Ламарка же внешним условиям самим по себе не приписывается никакого существенного влияния: они действуют только на изменение привычек и через посредство их вызывают образование новых органов.[20] При этом являются действующими следующие четыре закона:

«1) Жизнь, своими собственными силами, постоянно стремится увеличить объем всякого живого тела и распространить размеры его частей до предела, полагаемого ей самой. 2) Произведение нового органа в животном теле является результатом появления новой потребности, продолжающей давать себя чувствовать, а также — нового движения, порождаемого и поддерживаемого этой потребностью. 3) Развитие органов и сила их действия находятся постоянно в прямом отношении к употреблению этих органов. 4) Все, что было приобретено, намечено или изменено в организации особей в течении хода их жизни, сохраняется при размножении и передается новым неделимым, происходящим от тех, которые претерпели эти изменения». Сущность этой теории заключается в подтверждаемом ежедневным опытом явлении, что органы увеличиваются вследствие усиленного употребления их (гимнастика) и уменьшаются от неупотребления. И в настоящее время не сомневаются в могущественном влиянии этого фактора на организмы, но только не придают ему того всеобъемлющего значения, какое отвел ему Ламарк. «Этот (третий) закон я считаю,— говорит он,— одним из сильнейших средств, употребленных природою для видоизменения рас» (1. с., 159). Эти положения пояснены у автора и некоторыми гипотетическими примерами. Предположим, что какая-нибудь улитка будет поставлена в необходимость ощупывать окружающие ее предметы; с этой целью она непременно должна будет вытягивать наиболее чувствительную часть своей кожи, вследствие чего к ней станут в большем количестве приливать питательные соки. В результате рост этой части будет совершаться энергичнее и на ней появятся бугорки, т. е. особые органы осязания — щупальцы. Если же животному не будет надобности делать усилия для изощрения осязания, то оно останется в первоначальном виде, т. е. не приобретет щупальцев. Всякий же новый признак по четвертому закону (закону наследственности) передается потомству и, таким образом фиксируясь, может сделаться признаком вида. У растений, относительно которых не может быть речи о привычках, стремлениях к цели и тому подобных сознательных

действиях, новые органы и признаки появляются благодаря усилению некоторых жизненных движений (mouvements vitaux) на счет других, вследствие изменения окружающих условий.

В конце своей «Зоологической философии» Ламарк прилагает схематическую таблицу генеалогической связи главнейших групп животного царства, род генеалогического дерева, наподобие тех, которые столь часто употребляются теперь немецкими ультрадарвинистами. Мы не станем входить здесь в рассмотрение деталей этой схемы, но обратим внимание только на то, что у Ламарка, кроме расходящихся ветвей, есть и одна сходящаяся: его копытные млекопитающие являются результатом схождения двух ветвей: одной, идущей от рыбообразных, и другой, идущей от ластоногих. Этот факт имеет значение в том отношении, что указывает на признание Ламарком принципа схождения (конвергенции), до которого еще не дошли немецкие ультрадарвинисты.[21]

Такова в общих чертах теория Ламарка, теория в высшей степени замечательная, но не имевшая в свое время почти никакого влияния. С одной стороны, ей очень много повредила чисто дедуктивная метода ее построения, с другой же стороны, она потеряла от невозможности оживить ее, придать ей практическое значение в науке. Мы видели, что у Ламарка устанавливаются «законы», «зоологические принципы», «аксиомы», из них делаются выводы, но все это на чисто теоретическом основании. Фактического подкрепления Ламарк не дает даже в тех случаях, когда его бы можно было представить, и гнушается реальности в такой степени, какая подобает разве только математику или супранатуралисту. Примеры, приводимые им, как, например, вышеприведенный о щупальцах улитки, взяты не из действительности, а придуманы им с целью наглядного пояснения теоретических принципов. С другой стороны, мы видим, что чуть только Ламарк сам переступает на чисто научную почву и начинает исследовать и распределять факты, то он является таким же точно зоологом и систематиком, как и все другие: тут у него говорится

о виде в том же смысле, как у других зоологов; тут же встречаются и роды, и семейства, и отряды в общепринятой форме. Таким образом, введение в «Естественную историю беспозвоночных» представляется нам сводом априорических законов об изменяемости форм, сама же «Естественная история» представляет собою такой исключительно систематический сборник, что заслужила ее автору титул «французского Линнея». При распределении групп он, правда, старается уловить нить естественной классификации; он задается вопросом о том, как бы поставить их в восходящем порядке (не отличаясь в этом принципе от некоторых своих предшественников), но далее этого его теоретические взгляды не находят себе применения. Возьмем какой-нибудь частный пример, положим, отряд прямокрылых, имеющий столь важное значение при изучении родства в отношении класса насекомых. Сначала Ламарк * дает определение его, сходное со многими предыдущими и последующими определениями, причем на первый план ставится присутствие жевательных ротовых органов, затем свойство крыльев и характер превращения. Потом он довольно подробно распространяется о сходстве прямокрылых с другими насекомыми, причем он отвергает мнение Линнея о близком сродстве их с полукрылыми и присоединяется к мнению о ближайшей связи их с сетчатокрылыми и жуками. Далее идет речь о различных наружных органах прямокрылых, и потом предлагается следующая классификация: 1) крылья изогнуты, 2) крылья горизонтальны: а) абдомен простой, без придатков, б) абдомен с двумя придатками на конце и т. д. При дальнейшем изложении нигде не говорится о значении этих признаков с общей точки зрения, и употребляются они так же, как и в других описательных сочинениях только ради удобнейшего различения животных. Признаки родов также даны сначала в аналитической таблице, а потом перечислены при отдельном обзоре родов. Для видов даны только латинские диагнозы и означено местонахождение. Таким образом, в результате

---

* Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, т. IV, стр. 432 и сл.

получается резкий разлад между теорией и практикой, между словом и делом. Весьма естественно, что при таком отношении самого автора к его теории науке невозможно было принять ее в качестве двигателя при решении научных вопросов. Только в настоящее время может быть дана беспристрастная и научная оценка ее, когда теоретические изыскания выступили на очень видное место и когда обобщения Ламарка получили несравненно большее значение, чем его систематический трактат о беспозвоночных. Высказанный им взгляд на значение *приспособления* животных к окружающим условиям и на роль *наследственности* в передаче приобретенных признаков признается всецело и ныне.[22] Что же касается двух факторов, обусловливающих изменяемость видов, то одному из них, именно усиленному употреблению органов, и теперь приписывается некоторая роль, хотя и несравненно меньшая, чем какую приписывал Ламарк, тогда как другому фактору — силе прогрессивного развития (или, что то же,— pouvoir de la vie) — одни ученые, как, например, Дарвин, не придают ни малейшего значения, другие же, напротив, отводят главнейшую роль. При дальнейшем изложении мы еще будем не раз возвращаться к теории Ламарка, теперь же обратимся к другому представителю теории изменяемости видов во Франции — Этьену Жофруа Сент-Илеру.

Хотя только что названный ученый высказал свои взгляды значительно позже Ламарка (именно в 1828—1837), но он не может быть сочтен прямым последователем последнего, так как и во взглядах и в приемах его заметна большая разница. *Этьен Сент-Илер* скорее может быть назван учеником и последователем Бюффона, потому что в его учении играет существенную роль непосредственное влияние внешних условий. Последние действуют у него, однакоже, не на взрослые существа, а только на зародыши различных степеней развития, так как они несравненно более способны подвергаться изменениям, чем уже вполне готовые и законченные организмы. Изменения эти могут совершаться притом в короткое время, не посредством медленного и постепенного накопления мелких изменений, а сразу — путем

быстрого поворота в сторону хода развития. Таким образом объясняется отсутствие переходных состояний между видами и резкость отличий ископаемых видов от ныне живущих. В подкрепление своих теоретических взглядов Э. С.-Илер собирает много фактических данных из различных областей. Он изучает изменения под влиянием приручения, исследует уродливости и полагает основание науке о них; он включает в круг своих наблюдений факты из истории развития зародыша и, наконец, принимается за разработку ископаемых костей, высказывая при этом мысль, что многие касающиеся их вопросы могут быть разрешены при помощи физиологических (собственно эмбриологических) исследований. Но Э. С.-Илер оказывается не только более научным в своих приемах исследователем,—он отличается еще от Ламарка несравненно большей осторожностью. Таким образом, он совершенно отказывается от решения вопроса о произвольном зарождении и вообще о первом появлении организмов на земле и не берется ответить на вопрос об общем происхождении, т. е. о прототипе всех животных форм. Он ограничивается принятием изменяемости видов и перехода ископаемых видов в ныне живущие; он старается показать также, каким образом могли животные одного класса произвести первых представителей другого, соседнего класса, и не заходит далее вглубь. Мысли свои он высказывает не в безусловной форме, но всегда говорит о них, как о возможных предположениях. Вообще, хотя главные положения его теории несравненно менее приближаются к дарвинизму, чем теория Ламарка, но прием его и общее отношение к делу несравненно более похожи на Дарвина, нежели на Ламарка. К тому же С.-Илер придает гораздо более жизненного значения своей теории, чем Ламарк, так как он всегда остается верен ей, не игнорируя ее при специальных исследованиях, а напротив, полагая ее основой последних. Поэтому-то никому не должно показаться странным, что теория С.-Илера обратила на себя гораздо большее внимание современников, чем теория Ламарка.[23] Кювье, прошедший молчанием последнюю, подвергает взгляды С.-Илера строгой критике и относится

к ним настолько серьезно, что решается вступить с противником в открытый диспут. Так как критическое отношение к теории изменяемости видов такого крупного авторитета, как Кювье, должно было иметь и действительно имело огромное влияние на общественное мнение натуралистов, то мне необходимо будет остановиться подробнее на его взглядах.

Исследования *Кювье* открыли науке новые пути по трем направлениям: с одной стороны, своими наблюдениями над классом «червей» Линнея он положил начало изучению низших организмов, которое продолжали затем некоторые из учеников его; с другой стороны, он сделался главным основателем обновленной сравнительной анатомии и ввел анатомический элемент в зоологию и, наконец, он еще положил основание рациональному изучению ископаемых организмов. Работая в этих трех областях, он обогатил науку громадным фактическим материалом и, кроме того, представил несколько чрезвычайно важных обобщений. Таким образом, он указал на существование нескольких типических основ организации животных и разделил все животное царство на четыре больших отдела, которые теперь называются типами. Исследуя с сравнительно-анатомической точки зрения скелеты множества ныне живущих и ископаемых организмов, он сделал вывод, что отдельные органы находятся между собою в известном соотношении, вследствие чего, зная один из них, уже можно составить себе понятие и об остальном. В силу этого правила Кювье действительно не раз удавалось по одной кости определять целый скелет ископаемого животного. Палеонтология вообще чрезвычайно многим обязана Кювье. Он первый привел в ясность правила о геологической последовательности и смене организмов и указал на то, что чем новее данная геологическая формация, тем больше заключающиеся в ней организмы походят на нынешние.

Из сказанного легко усмотреть, что все обобщения Кювье носят на себе резкие следы индуктивного метода. Школа Кювье называет себя школою фактической разработки. Выводы, которые она допускает, прямо вытекают из сравнения

исследуемого материала и тотчас же идут в дело для облегчения дальнейшего изучения. Теорий, дедукций Кювье не терпит в науке. Цель последней заключается, по его мнению, в том, чтобы найти естественную систему, т. е. такую группировку организмов, которая бы наиболее сближала существа, действительно по природе стоящие всего ближе друг к другу. «Естественная система составила бы всю науку, — говорит он,* — и всякий дальнейший шаг ее приближает науку к ее цели». Но, кроме того, еще необходимо связать всякое существо или всякий орган с условиями существования. «Так как ничто не может существовать, не соединяя условий, делающих существование возможным, то различные части всякого существа должны находиться в таком сочетании, чтобы сделать возможным целое существо не только само по себе, но и в отношениях его к окружающим существам; и разбор этих условий ведет часто к общим законам, столь же доказанным, как и законы, вытекающие из вычисления или опыта» (l. c., 8). С этой целью должен быть употребляем в дело сравнительный метод и притом в самых широких размерах.

В искусстве исследовать и распределять материал Кювье является величайшим ученым. В этом отношении, мне кажется, он стоит несравненно выше Линнея и может быть еще всего скорее сравнен с Палласом. Но те обобщения его, которые требуют теоретического, дедуктивного таланта, выходят у него неудачны. Таким образом, его теория быстрых геологических переворотов и связанных с ними изменений фауны не выдержала критики и представляет теперь почти исключительно исторический интерес. Так же точно и теория его о происхождении современных организмов настолько неудачна, что ее многие из натуралистов вовсе не знают.

Можно сказать вообще, что Кювье как ученый характер является полнейшим контрастом Ламарка и Э. Ж. С.-Илера. В то время как последние являют силу дедуктивного мышления, смело строят теории при помощи чисто логических приемов

* Le règne animal, т. I, стр. 13.

и сразу берутся за труднейшие проблемы естествознания, Кювье обходит последние, но сосредоточивает все усилия на открытии новых путей, на возможности всестороннего фактического исследования. При таком различии в складе характера неудивительно, что Кювье и С.-Илер не могут вполне понять друг друга, и это непонимание доходит у них до открытой распри. Несколько заседаний Парижской Академии наук в 1830 г. было посвящено обоими разъяснению взглядов на научный метод исследования и на те цели, которые должна преследовать естественная история организмов. Спор этот, как известно, обратил на себя всеобщее внимание, но по обыкновению не привел ни к какому соглашению. Каждый не только остался при своем мнении, но еще более укрепился в нем и стал утрировать его. Таким образом, Кювье дошел до отрицания всякого участия философствования в деле разработки научных вопросов и выставил «фактическое» направление как единственно возможное в положительных науках. Большинство ученых приняло сторону Кювье как диспутанта, стоявшего на несравненно более непосредственной и реальной почве, и это еще более усилило влияние его на науку, замечаемое и по настоящий день.[24]

После всего сказанного легко предвидеть мнение Кювье о вопросе относительно происхождения и значения видов. Он нигде не отводит на рассмотрение его много места, считая его, очевидно, несозревшим для научного обсуждения, и только слегка касается его, относясь к нему вообще так же, как Паллас. Подобно последнему, он смотрит на разновидности, как на нечто совершенно отдельное и не похожее на виды, и считает мнение о происхождении одних видов из других гипотезой, опровергаемой фактами. Вот его собственные слова: «Нет никакого доказательства, чтобы все различия, свойственные ныне организованным существам, могли быть произведены внешними обстоятельствами. Все, что было высказано об этом, — гипотетично: опыт, напротив, как кажется, показывает, что при нынешнем состоянии земли разновидности заключены в довольно тесные пределы и, насколько мы только можем проникнуть в древние времена, мы видим,

что эти пределы были те же, что и ныне. Таким образом, мы вынуждены признать существование известных форм, размножившихся от начала вещей без перехода этих пределов; и все существа, принадлежащие к одной из таких форм, составляют то, что называется *видом*. Разновидности суть только случайные подразделения вида» (l. с., 20). В трактате о переворотах на земной поверхности Кювье посвящает несколько больше места рассмотрению теории изменяемости видов, посвящая им параграф озаглавленный: «Вымершие виды не суть разновидности ныне живущих видов».* Тут он против гипотезы, поддерживаемой главным образом Э. С.-Илером, выставляет следующие возражения: 1) отсутствие между ископаемыми животными переходных форм; 2) поверхностность изменений, причиняемых внешними условиями; 3) отвращение животных, принадлежащих различным видам, друг к другу и происходящее отсюда препятствие к образованию помесей; 4) слабая степень изменчивости костей у различных домашних животных и постоянство связей сочленений костей и коренных зубов; 5) сходство животных, изображенных на египетских обелисках, с ныне живущими. Сопоставляя все эти данные положительной науки, Кювье приходит к заключению, что факты никоим образом не допускают признать теории изменяемости видов и предположение о происхождении ныне живущих организмов от тех, которые жили в прежнюю геологическую эпоху. Доказывая это, говорит Кювье, «я не полагаю, чтобы нужно было новое творение для произведения ныне живущих видов; я только говорю, что их не было на местах, где они находятся теперь, и что они должны были притти извне» (l. с., 209). Мысль эту он поясняет следующим примером. Положим, что под влиянием сильной катастрофы материк Новой Голландии[25] будет засыпан песком, причем все оригинальные представители его фауны (двуутробки, птицезвери) погибнут совершенно. Положим далее, что та же катастрофа откроет путь

* Recherches sur les ossements fossiles, изд. 4-е, т. I, 1834, стр. 198—210, и то же в отдельно напечатанном «Discours sur les revolutions du globe», 1850, стр. 77—86.

животным, населяющим азиатский материк, на Новую Голландию, и таким образом последняя наполнится слонами, носорогами, верблюдами и пр. Очевидно, что в результате живая фауна, т. е. животные, перешедшие из другого места, не будет представлять никакой преемственной связи с засыпанными во время катастрофы организмами, т. е. получится то же самое, что мы видим теперь при сравнении ныне живущих животных Европы с вымершей фауной этой части света.

Теория эта, как уже было сказано выше, не выдержала критики перед напором фактов, которые показали, что высшие организмы появились на земле позже низших, причем никакая гипотеза местных смен фауны вследствие миграции не может иметь места.

Не этой или подобной ей теорией Кювье завоевал себе одно из первых мест в ряду основателей зоологии, а открытием новых путей исследования. Сделавши так много в этом направлении, он стал авторитетом и в деле теорий, где, впрочем, он сделался более влиятельным как критик, нежели как установитель собственных воззрений. Своими возражениями против теории изменяемости видов (причем он почти целиком повторил аргументы Палласа) и указанием научных путей, по которым должны были следовать его ученики и последователи вообще, он отвлек внимание умов от построения всеобъемлющих теорий относительно образования и происхождения видов и нанес огромный вред направлению, которое, начавшись с Бюффона, было продолжено Ласепедом, Ламарком, Бори де С.-Венсаном и Этьеном Ж. С.-Илером. Догмат постоянства видов, сделавшийся уже однажды школьным под влиянием Линнея, становится им и во второй раз под влиянием Кювье; но только теперь он является в еще более определенном виде, так как устанавливается и догматическое понятие о разновидности как о сумме мелких изменений, не стирающих видовые признаки, постоянные и неизменные. Редакторы посмертного издания «Естественной истории беспозвоночных» Ламарка — Мильн-Эдвардс и Дезэй, при всей уступчивости взглядам «французского Линнея», не согласны с ним

по отношению к основному вопросу. Второй из названных ученых высказывает свое мнение следующим образом: «Вид изменчив; этого никто не оспаривает; но он не изменяется неопределенно. В самом деле, следя за видом при всех обстоятельствах, которые могли изменить его, мы наблюдаем глубокие видоизменения; но несмотря на это, он сохраняет собственные признаки, не позволяющие смешать его».* Далее Дезэй указывает на множество произвольных видов, которые должны быть вычеркнуты из списков, но все же он полагает, что основательное изучение разновидностей даст возможность установить настоящие виды и показать действительные пределы изменчивости. Подобные воззрения сделались, как я уже сказал, школьными и до последнего времени повторялись на каждом шагу.

Но несмотря на все свое влияние, направлению Кювье не удалось окончательно заглушить идеи его противников. Заслуживает упоминания попытка сына Этьена Ж. С.-Илера — Исидора Ж. С.-Илера найти компромисс между взглядами школы и теорией преемственного происхождения видов. С этой целью он придумал теорию, названную теорией *ограниченной изменяемости вида*. Согласно с ней, виды постоянны и неизменны только под условием постоянства внешних условий. Изменения последних отражаются и на изменении видовых признаков. В последнем случае новые признаки являются равнодействующей двух сил: одной — изменяющей, т. е. новых условий существования, а другой — консервативной, т. е. наследственной передачи одних и тех же свойств. Животные должны подвергаться изменчивости, так как уже вследствие одного только размножения они должны распространяться и занимать новые местности. Исследование домашних животных, с своей стороны, подтверждает способность организма изменять свою форму и принимать не только видовые, но даже и новые родовые признаки. Таким образом, теория ограниченной изменяемости видов есть все-таки

* Histoire naturelle générale des règnes organiques, т. II, 1859, стр. 430—438.[26]

теория изменяемости, и хотя в ней ничего не говорится об общем происхождении всех животных от одного или нескольких родоначальников и не говорится также о переходе животных одного класса в другой, например, пресмыкающихся в птиц, тем не менее она во всех главных пунктах сходится с теориями Бюффона, Ламарка и Э. Ж. С.-Илера и существенно расходится с основными взглядами Линнея, Палласа и Кювье. Но при всем этом нельзя не заметить, что осторожность и неуверенный тон Исидора Ж. С.-Илера доходит до таких пределов, что иногда читатель становится втупик, недоумевая, к какой категории ученых следует отнести этого автора. Таким образом, в настоящее время одни, как, например, Дарвин, считают его настоящим трансформистом, т. е. приверженцем теории изменяемости видов, другие же, как, например, Катрфаж, товарищ И. С.-Илера по Парижской Академии, относят его к числу противников трансформизма. Катрфаж думает, что у И. С.-Илера «убеждение ученого находилось в борьбе с глубоким чувством сыновней почтительности, которую мы все в нем знавали». По всей вероятности, именно вследствие этой борьбы у него не сложилось никакого прочного воззрения по вопросу о виде, и он, несмотря на симпатии идеям отца, подвергся в значительной степени влиянию кювьеровского направления.

Вообще пример И. Ж. С.-Илера имеет значение не столько как доказательство того, что идеи французских трансформистов нашли себе отголосок даже в самый разгар кювьеровского направления, сколько как ясное указание на силу этого направления во Франции. Таким образом, идея об изменяемости органических видов, зарожденная и вспоенная на французской почве, окончательно заглушается на ее родине, и даже до сих пор встречает на ней наименьшее число приверженцев. Только между ботаниками, среди которых Кювье не мог пользоваться таким влиянием, как у зоологов, раздаются голоса в пользу трансформизма. Так, например, в 1852 г., т. е. еще за шесть лет до появления первого трактата Дарвина, Ноден высказал мысль, что виды изменчивы и что дикорастущие растения изменяются подобным

же образом, как и одомашненные, которые главным образом варьируются вследствие подбора человеком. В этой мысли уже заключено воззрение об естественном подборе как о двигателе, изменяющем организмы на земной поверхности; но в руках Нодена из него не вышло и не могло выйти ничего подобного теории подбора Дарвина, так как у него основное воззрение сплетено такой метафизической канвой, которая не могла не помешать естественному развитию теории. Таким образом, главной руководящей силой, по мнению Нодена, является «таинственная, неопределенная сила... беспрерывное действие которой на живые существа определяет во все эпохи существования мира форму, объем и продолжительность каждого из них» и т. д.

Другой французский ботаник, Лекок, высказал в 1854 г. мнение, что изучение вопроса о виде приводит к идеям об изменяемости, сходным со взглядами Этьена Ж. С.-Илера; но все дело ограничивается у него этим замечанием, и основная мысль остается без дальнейшего развития и приложения.



III

Теоретические воззрения в Германии от начала столетия до конца пятидесятых годов.— Гёте.— Тревиранус.— Натурфилософия.— Бэр и положительная школа.— Иоганн Мюллер и его школа.— Философы Шопенгауэр и Бюхнер.

Мы уже видели выше, что в конце прошлого столетия в Германии Кант высказался вполне ясно в пользу теории изменяемости видов и в то же время сообщил предположение, что идея эта приходила в голову многим мыслящим натуралистам того времени. Можно проследить исторически, откуда проникло такое направление. В своем последнем сочинении, оконченном всего за несколько дней перед смертию, Гёте рассказывает историю своих естественно-исторических штудий и указывает на сильное влияние в Германии французских идей. «С ранних пор,— говорит он,*— изучение природы производило на меня впечатление смутное, но прочное. Граф Бюффон издал в 1749 г., год моего рождения, первый том своей «Естественной истории»; книга эта имела сильный отголосок в Германии, где в то время были очень восприимчивы к французским влияниям. Ежегодно Бюффон выпускал по одному тому, и я был свидетелем интереса, возбуждаемого им среди избранного общества». Вообще Гёте относится к Бюффону с чувством глубочайшего почтения и прославляет его как натуралиста-мыслителя, силившегося разрешить самые великие проблемы естественной истории. Цитируя его слова: «существует первичный и всеобщий тип, различны

* См. «Oeuvres d'histoire naturelle de Goethe», перев. Ch. Martins, стр. 160.

превращения которого могут быть прослежены очень далеко»,— Гёте прибавляет: «говоря таким образом, Бюффон высказал основное положение сравнительной естественной истории» (l. c., 161). В самом деле, идея общего типа, положенного в основание устройства различных организмов, составляет главный фундамент, на котором сложилось морфологическое направление, столь сильно развившееся в Германии в начале нынешнего и отчасти еще в конце прошлого столетия, направление, одним из главных представителей которого по справедливости считают самого Гёте. Ввиду всеобщего интереса к этой универсальной личности, всем, конечно, известны, по крайней мере в общих чертах, вклады в науку, которые были сделаны Гёте именно в силу его философского направления. Отыскивая общий морфологический тип, он пришел к заключению, что все части цветка составляют только видоизменение листа, так же точно как все кости черепа могут быть сведены на составные части типического позвонка. Руководствуясь той же основной мыслью, он не мог допустить, чтобы столь существенная у млекопитающих кость, как междучелюстная, могла совершенно отсутствовать у человека, и ему действительно удалось доказать ее присутствие на человеческом черепе. Но нам чрезвычайно важно знать, как именно понимал Гёте этот основной тип организации и не приближался ли он в этом деле к той точке зрения, которая установлена современной наукой. В своем введении к «Сравнительной анатомии» Гёте несколько раз говорит о необходимости отыскания общего типа, на который он смотрит как на логическое отвлечение от суммы действительных фактов. Вот, например, как он говорит о процессе нахождения общего типа: «Здравый смысл указывает нам, каким образом мы можем найти наш тип; посредством наблюдения мы научимся узнавать, какие части общи всем животным и в чем заключаются их (частей) отличия; потом мы их сочетаем вместе и выведем отвлеченный и общий образ». Сходно с этим высказывается он еще в нескольких местах, нигде не указывая на то, чтобы этот основной тип составлял наследие от общего родоначальника, от которого

произошли различные животные. В общем эта идея об основном типе у Гёте представляет всего больше сходство с понятием Бонне о стиле организации и с идеей об общем плане устройства, о котором говорил Паллас и многие другие. Таким образом, сущность теоретических воззрений Гёте нисколько не указывает на то, чтобы он необходимо был приверженцем идей трансформизма, т. е. общего происхождения животных и растительных видов.

Некоторые новейшие авторы, как, например, Геккель и Зейдлиц, хотят во что бы то ни стало доказать, что Гёте был первым основателем теории изменяемости видов. С этой целью они, противно всем правилам исторического изложения, относят трактат Гёте, составляющий введение к «Сравнительной анатомии», не к позднейшему году его напечатания, времени, с которого могли бы влиять заключающиеся в нем идеи на ход науки, а к году его написания, т. е. к 1796 г. Помимо этого, названные авторы выбирают из сочинений Гёте только то, что благоприятствует их выводу, и игнорируют все, говорящее против него. Таким образом, они оставляют без всякого внимания признаваемое самим Гёте влияние Бюффона и позволяют себе ничего не знать о теоретических взглядах этого замечательного ученого. Если же ввести поправку в этом отношении, т. е. принять в соображение, что Гёте были известны воззрения Бюффона и между прочим его трактат «Dégéneration des animaux», напечатанный впервые в 1766 г. (см. выше), то остается только удивляться тому, до какой степени слабый отголосок нашло в немецком поэте столь замечательное учение Бюффона. В самом деле, нельзя не признать, что у Гёте заключаются намеки относительно возможности изменения животных видов, но намеки эти настолько неясны и нетверды, что новейшие комментаторы никак не могут сойтись во мнении. В то время как Геккель и Зейдлиц «с полнейшим правом» позволяют себе «прославлять Гёте в качестве первого основателя теории преемственного происхождения видов», Оскар Шмидт, тоже один из немецких дарвинистов, говорит, что им «несомненно доказано, что Гёте

никаким образом не может быть признан истинным предшественником Дарвина». Главное доказательство, приводимое двумя первыми зоологами, составляет следующее место из введения в «Сравнительную анатомию»: «Мы можем, таким образом, смело настаивать на том, что самые совершенные организмы, именно: рыбы, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, включая и человека, находящегося во главе их, все сформированы по одному первоначальному типу, части которого, всегда представляясь одними и теми же, варииируются в определенных границах и ежедневно развиваются или превращаются посредством размножения» (l. c., 66). Отсюда вышеназванные дарвинисты ясно усматривают, будто Гёте говорит о фактическом происхождении всех высших животных от «общего типа», что, однакоже, противоречит всему его воззрению на тип как на идеальную схему, составляющую сущность «первоначальной цели», с которою природа приступала к образованию организмов. Но независимо уже от того, что мысли, заключенные в приведенной цитате (на которую так часто ссылаются в новейшее время), не могут быть понимаемы в смысле идей трансформизма, они не должны быть приписываемы Гёте как нечто принадлежащее ему по праву собственности. Это следует из слов самого Гёте. Непосредственно вслед за вышеприведенной фразой он говорит: «проникнутый *этой идеей*, Кампер с куском мела в руке превращал на доске собаку в лошадь, лошадь в человека, корову в птицу. Он настаивал на той мысли, что в мозге рыбы нужно искать мозг человека» (l. c., 67). Отсюда явствует, во-первых, что мысль о типе и его видоизменениях, приводимая Гёте, есть мысль, высказанная раньше него Кампером, и, во-вторых, что тут идет речь об «идеальном» типе и «идеальных» видоизменениях, так как не может же быть, чтобы Кампер или Гёте могли думать о возможности реального превращения коровы в птицу или лошади в человека и т. п. Не следует игнорировать также и тех строк, которые стоят у Гёте непосредственно перед первой цитатой: «Превращения людей в птиц и зверей, созданные впервые воображением поэтов, были выведены логически талантли-

выми натуралистами из исследования животных частей. Кампер блистательно вывел аналогию форм и проследил ее до класса птиц» (l. c., 66). Тут опять указывается на Кампера как на основателя воззрения о сходстве животных форм и опять говорится о превращениях людей в птиц и зверей, т. е. о превращениях, мыслимых только с точки зрения идеального превращения представителей одного и того же типа, а никак не в смысле реальном, вроде того как говорил, например, Бюффон о превращении обыкновенного фазана в серебряного или золотого фазана.

Итак, резюмируя все сказанное о Гёте, можно утверждать, что роль, приписанная ему Геккелем и Зейдлицем как основателя идей трансформизма, не может быть поддерживаема за ним. Гёте является бесспорно одним из выдающихся деятелей в деле проведения идеи об общем идеальном типе и о сравнительном методе изучения органических форм, но от этого до основания учения о преемственном происхождении видов — громадное расстояние. Можно думать, напротив, что Гёте мало заботился об этом вопросе: будучи хорошо знакомым с сочинениями Бюффона, он наверно бы коснулся (прямо или посредственно) его трактата «О вырождении», если бы только его занимало решение вопроса об общем происхождении видов. Говоря об этом предмете, он наверно бы выразился яснее и притом в нескольких местах своих сочинений, тем более, что к этому у него было много поводов.[27]

В начале этой главы была приведена цитата из Гете, указывающая на влияние французских идей в Германии. Влияние это может быть прослежено нами и далее в деле главного занимающего нас вопроса.

В то время когда во Франции Ламарк знакомил ученый мир с начальными основаниями своей теории (т. е. еще до 1809 г., до выхода главного трактата), в Германии бременский ученый Тревиранус издал в свет первые три тома своей «Биологии», в которых он очень ясно и решительно говорит об общем происхождении видов животных. Он полагает, что низшие животные

произошли путем произвольного зарождения, а высшие получились через постепенное перерождение первых. Вот, например, одна цитата, из которой очень легко составить суждение об основных воззрениях Тревирануса. «Существеннее другой род *дегенерации*, имеющий свое основание в вечных изменениях, которым подвержена природа. Потоком этих изменений срывается все, как высшее, так и низшее, в ряду живых существ. В каждом таком теле заключена способность к бесконечному разнообразию форм; каждое из них обладает способностью приспособлять свою организацию к изменениям внешней среды, и это-то свойство, приведенное к деятельности сменою мира (Universum), повело к результату, что простые животно-растения прежних эпох возвысились до постепенно поднимающихся степеней организации и что живая природа сделалась бесчисленно разнообразной».* Мне, к сожалению, недоступно сочинение Тревирануса, вследствие чего я лишен возможности должным образом судить о степени самостоятельности его воззрений; но уже из цитат, приведенных Геккелем и Зейдлицем, можно видеть, что его учение находится в преемственной связи с французскими идеями вообще и, в частности, со взглядами Бюффона. На это прямо указывает употребление слова «Dégéneration» в смысле изменения, т. е. превращения одного вида в другой, следовательно, в том же смысле, как оно было употреблено и у Бюффона (кроме, разумеется, обыденного употребления в смысле: вырождение).[28] Иначе как простой преемственностью, нельзя объяснить себе такое совпадение, тем более, что помимо этого факта влияние идей Бюффона в Германии не может подлежать сомнению.

Как Гёте, так и Тревиранус принадлежат к обширной, так называемой натурфилософской школе, которая особенно господствовала в Германии в течение первой четверти настоящего столетия. Не удовлетворяясь фактическими познаниями и выводами, вытекающими из фактов, ученые обратились к дедукции, но, по обыкновению, без соблюдения надлежащей меры.

* Я заимствовал эту цитату из книги Зейдлица: Die Darwin'sche Theorie, изд. 2-е, 1875, стр. 38.

Отыскивая абсолютную истину и универсальные построения, из которых бы можно было вывести весь реальный мир, натурфилософы придумывали самые произвольные принципы и проводили самые случайные аналогии. Шеллинг, главный основатель немецкой натурфилософии, начинает с того, что «философствовать о природе значит то же, что создавать природу», так как природа и дух в существе тождественны. «Что же такое материя, как не погасший дух?» Таким образом, «природа есть видимый организм нашего духа» и т. д. Отсюда уже ясно вытекает дуалистический принцип, т. е. верховное положение натурфилософии, которое в свою очередь ведет к познанию абсолютного единства как к конечной цели всякого созерцания природы. Следовательно, если органический мир противопоставляется неорганическому как противоположный полюс, то оба вместе они сливаются в общем, которое составляет мировую душу (Weltseele), одушевляющую как органические, так и неорганические существа. Так же точно явления органического и неорганического мира, с виду совершенно несходные, в сущности составляют одно и то же. «То самое, что в общей природе составляет причину магнитизма, в органической природе является причиной чувствительности, и последняя представляет только высшую ступень первой». Таким образом, природа может быть признана за организм и пр. и пр.

Сам Шеллинг, будучи мало знаком с естествознанием, ограничивался только такими общими замечаниями, но между последователями его были и натуралисты, развившие далее и распространявшие до мелочей основные философские принципы. К числу таких ученых на первом плане следует отнести *Оккена*, который всеми признан за главного представителя натурфилософского направления. Некоторые новейшие писатели открыли у него следы идей трансформизма, и потому он для нас представляет тем больший интерес. Признавая основной принцип Шеллинга о тождестве природы и духа, Оккен придумывает особое представление об абсолюте, которое есть «ничто», но это ничто не такое, из которого ничего и не выходит; оно, напротив, имеет

свойство давать реальное или разнообразное, т. е. мир. «Мироздание есть не что иное, как акт самосознания, самопоявления бога», т. е. Абсолюта, вечного «Ничто». Вечное превращение бога в мир или идея целого, существующего само по себе, составляет принцип, с помощью которого может быть познаваема организация. «Познание» это, выводимое дедуктивно из произвольных оснований, есть не что иное, как искусственное построение при помощи столь же произвольных сопоставлений. Так, например, главные элементы природы, которых Оккен насчитывает три, именно землю, воду и воздух, он сопоставляет с основными процессами жизни: землю — с процессом питания, воду — с процессом пищеварения, воздух — с дыханием. Организм у него сопоставляется с планетой, и потому Оккен приходит к заключению, что основная форма организма есть шарообразная. Животное царство он сопоставляет с разобранным на части человеческим телом и вследствие этого делит животных на внутренностных, кожных и мясных; последних он в свою очередь делит на языковых, носовых, ушных и глазных животных и т. п. Приняв за принцип, что верхняя половина животного может быть противопоставлена задней, что обе они составляют как бы два слившихся в целое организма, он делает из этого ряд выводов и начинает сравнивать кости головы с костями таза. Лобковую кость он сравнивает с нижней челюстью, седалищную кость — с верхней челюстью и т. п. Таким образом, все заключается в сравнениях, основанных на самых произвольных основаниях и притом всегда стремящихся к проведению гармонического развития, так сказать, к созданию научной симфонии. Такого рода построения считались натурфилософами истинным познанием, обладание которым давало им, по их мнению, право свысока смотреть на факты и на фактическое изучение природы. Вот интересный образчик натурфилософской критики. Когда вышла в свет знаменитая диссертация Пандера о развитии цыпленка, положившая основание современной эмбриологии, диссертация, написанная в духе положительной, основывающейся на фактах школы, то против нее восстали натурфилософы и главным

образом Оккен. В кратких, но решительных выражениях опровергает он учение Пандера. «Так не может быть. Тело происходит из пузырей, а никоим образом не из пластов». Понятно, что положение «тело происходит из пузырей» приводится не как результат положительного исследования, а как априорный вывод из основных натурфилософских принципов.[29]

Очень естественно, что при таком преобладании дедуктивного направления натурфилософы скорее должны были признавать гипотезу постепенного происхождения организмов, чем противоположное воззрение. Уже у Шеллинга встречаются мысли относительно постепенного появления живых тел, но у Оккена они выражены с большей ясностью. Самые низшие существа состоят, по его мнению, из слизистых пузырьков, которые некоторые новейшие натуралисты считают тождественными с клеточками. «Слизистый первичный пузырек,— говорит Оккен,— называется инфузорией. Все организмы состоят из инфузорий». «Скопление таких пузырьков слагается в более высшие организмы». «Человек развился, не создан» и т. д.[30]

Те представители натурфилософии, с которыми мы познакомились, очень резко носят на себе признаки этого одностороннего, враждебного истинному научному развитию направления; но они во всяком случае являют несомненный талант и потому могли иметь влияние в свое время. Германские университеты были в начале нынешнего столетия наполнены натурфилософами, считавшими себя последователями Шеллинга, но к односторонности последнего присоединявшие еще поразительную бездарность. Примером подобных профессоров-натурфилософов может служить Вагнер, о котором говорит Бэр в своей автобиографии.* Вот подлинное место: «Я был очень заинтересован,— говорит Бэр,— прослушать последовательный курс о шеллинговой философии, так как всюду слышались толки о натурфилософии и о ней упоминалось в очень многих книгах, но без знакомства

* Nachrichten über Leben und Schriften des Geheimrathes K. E. v. Baer, S.-Petersburg, 1865, стр. 232.

с сочинениями Шеллинга в их последовательности все мне было непонятно. Таким образом, я подписался на курс Вагнера, хотя Дёллингер и сказал мне, что я немного там найду путного. И в самом деле, я встретил в высшей степени удивительное схематизирование всех вещей и всех отношений, которое меня сначала, по причине новизны, увлекало, но, однакоже, вскоре представилось настолько же пустым, сколько и натянутым, так что я не мог дослушать курса до конца. Так как каждое существо обособляется в противоположное и из выравнивания различий получается новое, то все отношения должны быть выражены посредством четверной или, правильнее, четырехугольной формы. Это положение составляло простую основу учения. Иногда четырехугольная форма получалась очень естественно, иногда же посредством смешных натяжек. Так, например, в семействе мать и отец образуют естественное противоположение, дитя же или дети являются естественным следствием взаимодействия их. Недостает, однакоже, четвертого угла. Для пополнения приводится — прислуга! Таким образом, прислуга оказывается существенной составной частью семейства». Дело происходило в 1815 г., т. е. в самый разгар натурфилософского направления.

Представив краткий очерк основных положений натурфилософской школы, следует указать на те теоретические воззрения и приемы ее, которые перешли и в следующее, т. е. положительное, направление и отчасти дожили и до настоящего времени.

На первом плане следует обратить внимание на сравнительный метод, который получил такое развитие в течение натурфилософского периода. Хотя ученые прилагали этот прием чересчур неразборчиво, делая всевозможные сравнения направо и налево, но все же, в общем, метод имел огромное значение и не мог исчезнуть вместе с злоупотреблявшим им поколением натурфилософов. Мы видели, что он быстро получил право гражданства и сильное распространение во Франции, развиваясь под эгидою Кювье несравненно более правильно и трезво, чем в Германии.

Из числа теоретических воззрений, выработанных в течение натурфилософского периода в Германии и переживших этот период, нужно прежде всего указать на позвоночную теорию черепа, основы которой были положены Оккеном и Гёте независимо друг от друга. На идею о том, что кости черепа могут быть сведены к существенным частям нескольких немногих позвонков, оба ученые были наведены размышлениями об общем типе, лежащем в основе разнообразных явлений. Хотя в настоящее время позвоночная теория не принимается большинством ученых в том виде, как она была построена Оккеном и Гёте, тем не менее она все же послужила основанием для всех исследований и соображений о морфологии черепа и уже этим одним принесла науке огромную пользу.[31]

Рядом с позвоночной теорией, которая имела столь большое значение в течение всего положительного направления в Германии, натурфилософский период оставил в наследство идею, которая получила несравненно большее развитие и распространение в новейшее время, т. е. в первое время дарвиновского периода. Я имею в виду теорию развития животных, по которой стадии индивидуального развития соответствуют отдельным ступеням животного царства. Учение это, по мнению Бэра, должно быть рассматриваемо не как собственность одной какой-нибудь личности, но как целая «ступень развития естествознания». Вот каким образом формулирует Бэр * эту теорию: «Высшие животные формы в отдельных ступенях развития индивидуума, начиная от первого момента и вплоть до окончательного развития, соответствуют готовым формам животного ряда, причем развитие отдельных животных совершается по тем же законам, как и развитие целого животного ряда, вследствие чего выше организованное животное при своем индивидуальном развитии в существенных частях проходит стадии более низко стоящих, окончательных ступеней, так что периодические различия неделимого

* v. Baer. Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, ч. 1, 1828, Scholion V, стр. 199—231.[157]

могут быть сведены к различиям окончательных животных форм». Вначале подобную аналогию считали только абстракцией от существующих фактов, но потом на нее стали смотреть как на выражение действительно совершившегося исторического процесса. «Основываясь на результате, что в более древних слоях земной коры не встречается никаких остатков позвоночных, видели доказательство, — говорит Бэр, — что подобное превращение различных животных форм имеет действительное историческое основание, и наконец, стали очень серьезно и с подробностями излагать процесс, с помощью которого могли совершаться подобные превращения». Бэр, который должен быть признан одним из главных представителей положительной школы, вооружился против этой теории еще в 1823 г., выставив одним из положений своей диссертации об ископаемых остатках млекопитающих следующий тезис: Legem a naturae scrutatoribus proclamatam, «evolutionem, quam prima aetate quodque subit animal, evolutioni quam in animalium serie observandam putant, respondere», a natura alienam esse contendo (т. е.: Закон, утверждаемый естествоиспытателями, а именно, что «превращение, какому подвергается каждое животное в первый период своего существования, будто бы оно соответствует тому превращению, какое, по их мнению, должно быть наблюдаемо в целом ряду животных», — я считаю несоответственным природе).[32]

Я не стану перебирать и разбирать здесь критические доводы Бэра, подробно изложенные им в его знаменитом сочинении об истории развития животных, но остановлю внимание читателя только на его собственных теоретических выводах, собранных им в следующие четыре положения: «1) общее в данной большой животной группе образуется в зародыше раньше, чем особенное; 2) из самых общих свойств форменных отношений образуется менее общее и т. д. до тех пор, пока не появится самое особенное; 3) каждый зародыш определенного животного, вместо того чтобы проходить стадии, соответствующие другим определенным животным, напротив, отделяется от них; 4) таким образом,

в сущности зародыш высшего животного никогда не может быть приравнен другому животному, но только его зародышу». Главное отличие этого учения от того, против которого восстал Бэр, заключается, следовательно, в том, что в первом случае различные животные, будучи наиболее сходны между собою в зародышевом состоянии, затем расходятся в разные стороны подобно ветвям, расходящимся от одного общего центра; тогда как по теории натурфилософской школы различные животные образуют один выходящий ряд, низшие члены которого соответствуют зародышам высших. Легко видеть, что между обоими учениями находится основное сходство, вследствие чего теория Бэра может быть признана дальнейшей ступенью теории натурфилософов, ступенью более положительной и определенной. Это видно из следующих слов самого Бэра: «Но, возразят нам, если этот закон развития справедлив, то каким образом было возможно в пользу прежнего закона приводить столь много непреложных оснований? Дело разъясняется довольно просто. Во-первых, *отличие не столь велико, как кажется* с *первого взгляда*», и т. д.

В то время как общий закон развития, в форме, приданной ему натурфилософами, получил у них значение совершенно реальное, общие выводы Бэра были установлены им в виде чистых абстракций, имеющих такое же значение, как общий тип по понятиям Гёте. Выражаясь, что «рыбы менее удалены от основного типа, чем млекопитающие и особенно большеголовый человек», Бэр этим вовсе не хочет сказать, чтобы рыбы и млекопитающие фактически произошли от какого-нибудь общего животного, олицетворявшего собою тип позвоночного; он имеет в виду только то, что рыбы представляют большее сходство с зародышевым состоянием позвоночных, нежели млекопитающие и человек. Выражения: «тип», «большее или меньшее удаление» и т. п. Бэр употребляет в смысле схематическом, подобно тому как говорится о «кривой» какого-нибудь ряда явлений. Только в настоящее время, вследствие обновления идей трансформизма, на родство животных стали снова смотреть как на кровное родство, на тип — как на олицетворение общего родо-

начальника и пр., ввиду чего общий закон развития получил первенствующее значение.

Вообще и Бэр, и многие из его современников и предшественников, и целая положительная школа (как будет показано ниже) ставили своей задачей изучение родства между всеми членами животного царства, взятыми как в готовой форме, так и в зародышевом состоянии; но только они смотрели на родство с схематической точки зрения, совершенно помимо вопроса об общем происхождении и изменении животных видов. Для пояснения этого нам нужно перейти к обзору взглядов ученых положительной школы на вопрос о трансформизме, причем всего лучше начать с самого Бэра как одного из основателей школы.

В январе 1834 (или 1833) года, в бытность свою в Кенигсберге, Бэр сказал речь «о самом общем законе природы», в которой он, между прочим, коснулся вопроса о трансформизме и высказал целый ряд мыслей, имеющих большое значение в деле изучаемого нами предмета. Пересматривая в шестидесятых годах эту речь для нового издания, Бэр заметил в ней несколько идей, очень близко подходящих к учению Дарвина, вследствие чего он предпослал тексту речи заметку, в которой для нас особенно важно следующее место: * «Я, однакоже, очень далек от мысли высказывать какое-либо притязание на приоритет в деле так называемой дарвиновской теории. Напротив, всякому натуралисту, который подобно мне пережил длинный период времени, известно, что прежде вопрос о постоянстве или изменяемости видов был часто подвергаем обсуждению, причем нередко строили самые смелые гипотезы в этой сфере».

Из текста речи видно, что Бэр стоит за изменяемость видов, но изменяемость ограниченную, приближаясь в этом отношении (и притом предвосхищая) всего более к Изидору Жофруа Сент-Илеру. Разбирая различные доводы относительно вопроса о влиянии условий на изменение организации, Бэр заключает: «Таким образом, еще открыт вопрос о том, не произошли ли различные

* Reden, ч. 1, Петербург, 1864, стр. 35—74.

формы, на которые мы привыкли смотреть как на особые виды, вследствие постепенного преобразования друг из друга, и не кажутся ли они нам первоначально различными только потому, что наша опытность чересчур кратковременна, чтобы можно было узнать всю степень изменяемости». Далее Бэр указывает на морскую свинку, которая со времени ее вывоза из Америки (1537 г.) настолько изменилась, что европейские экземпляры нужно было отнести к особому виду от американского родича, и затем, подобно Бюффону, переходить к распределению млекопитающих в Старом и Новом Свете. Факты этого распределения укрепляют в нем предположение об изменяемости видов. Указывая на то, что все обезьяны Нового Света отличаются постоянными признаками от обезьян Старого Света (например, присутствием лишних четырех зубов), он делает следующее замечание: «есть ли возможность удержаться от предположения, что фамильное сходство носа, мозолистых утолщений и зубов основывается на общем происхождении всех обезьян Нового Света, с одной, и всех обезьян Старого Света, с другой стороны?» «Не следует ли думать, что различные виды образовались один от другого в течение тысячелетий, когда мы видим, что все виды броненосцев, муравьедов и ленивцев находятся в Южной Америке, где не встречается ни одного вида рогатого скота, овцы, козы, антилопы, которые в таком разнообразии водятся в Старом Свете?» (55). Но признавая, что многие факты заставляют прибегнуть к гипотезе изменяемости видов, Бэр в то же время высказывает убеждение, что невозможно объяснить происхождение всех видов путем трансформизма. «Если бы даже казалось возможным допустить, что антилопа, овца и коза, находящиеся между собою в таком близком родстве, развились из одного общего прототипа, то, с другой стороны, я не нахожу никакого вероятия в предположении, чтобы *все животные* произошли через преобразование одного в другое» (56). Далее, резюмируя результаты геологических открытий, он повторяет то же мнение. «Мы должны... заключить, — говорит он (60), — что, насколько до сих пор наблюдение представило материала для выводов,

превращение известных первоначальных форм животных в течение ряда поколений по всей вероятности совершалось, но только в *ограниченных размерах*»...

Вообще Бэр приходит к заключению, что в прежние геологические эпохи продуктивная сила была несравненно сильнее, чем теперь, вследствие чего образование форм как путем новообразования, так и путем преобразования одних животных в другие было явлением гораздо более частым. Если нашему уму кажется более легким последний путь, то это служит только доказательством слабости нашей способности представления; в действительности же совершенно новое образование какого-нибудь существа должно было быть ничуть не более трудным, чем превращение одного вида в другой.

Основные взгляды Бэра остались теми же, и еще в 1864 г. он повторяет, что и после появления сочинений Дарвина он придерживается теории ограниченной изменяемости видов. В этот длинный тридцатилетний промежуток времени он несколько раз высказывался все в том же духе. Так, например, в 1850 г. в статье «Человек в естественно-историческом отношении», вошедшей в первую часть «Русской фауны» Симашко, Бэр повторяет все аргументы, находящиеся в речи 1834 г., и приходит к следующему выводу, прилагаемому им и к человеку: «Так как мы знаем, что у домашних зверей изменяются цвет, телосложение, действия некоторых органов и даже наклонности от пищи, климата и образа жизни; далее, как мы видим, что из диких зверей никогда один и тот же вид не водится в странах, отдаленных одна от другой, а притом же мы замечаем, что, напротив, весьма сродные виды водятся обыкновенно в одной и той же стране, *так что их можно считать происшедшими одни от других*, и что никогда один вид не живет по обе стороны океана; то, по всему этому, естественно-исторические основания делают весьма невероятным, чтобы человеческий род представлял один только вид и был распространен в совершенно различных странах; таким образом, гораздо вероятнее, что различия между людьми образовались постепенно, от влияния климата и образа жизни» (460). В 1859 г.

Бэр еще раз повторил те же воззрения в статье о папуасах и альфурах, где он снова настаивает на ограниченной изменяемости видов. «Таким образом, — говорит он, — мы можем удовлетвориться меньшим числом произвольных зарождений, так как мы для видов кошек, по крайней мере для большинства, можем признать общее происхождение, — и происхождение монголов и негров и т. д. могло бы быть сведено к этой гипотезе». Мимоходом заметим, что теория ограниченной видоизменяемости, установленная во Франции и Германии независимо, метила в сильной степени на разъяснение вопроса о происхождении человеческих рас от одного общего родоначальника. Следует также принять во внимание, что во всех случаях, когда Бэр говорит об изменяемости видов, он сводит ее на внешние условия, в смысле всего более подходящем к теории Бюффона.[33]

Но между тем как Бэр, хотя и является противником теории неограниченной изменяемости видов и происхождения всех животных путем трансформизма, он все же признает ограниченную изменяемость; другие [же] главнейшие представители положительной школы доводят скептицизм до крайних размеров и окончательно отказываются от допущения трансформизма даже в самых скромных пределах. Влияние Кювье, с одной стороны, реакция против дошедшей до смешных абсурдов натурфилософии — с другой, были, очевидно, главнейшими мотивами при образовании взглядов и стремлений положительной школы. При изучении последней на первый план должен быть поставлен Иоганн Мюллер как ученый, сосредоточивший в себе целое направление, в силу обширного влияния на учащихся и разносторонности своих многочисленных открытий. Будучи профессором сначала в Бонне, а потом в течение целой четверти столетия в Берлине, сделавшемся одним из главных центров научной деятельности, Мюллер стал основателем обширной школы, в числе которой находились как физиологи, так и анатомы, гистологи и зоологи. Еще многие из нынешних немецких профессоров, и в числе их некоторые первоклассные ученые, принадлежат к числу многочисленных учеников И. Мюллера,

между которыми находилось немало и иностранцев, содействовавших распространению направления и мнений Мюллера по всей Европе.

Вначале ревностный последователь натурфилософского направления, И. Мюллер сделался потом еще более рьяным противником его. Вообще наклонный к философствованию, он рано впал в крайность господствовавшей тогда школы и еще во-время успел выйти из нее и сделаться одним из основателей положительного направления в Германии. Приняв на себя редактирование физиолого-анатомического журнала, Мюллер излагает вначале свой взгляд на методу положительного исследования. «Точная метода при эмпирическом анализе фактов составляет необходимую задачу натуралиста,— говорит он.— Хотя и установление некоторых возможных теоретических взглядов входит также в его область, но все же то, что именно называется гипотезой, может иметь значение только как повод к новым эмпирическим исследованиям, и нужно всегда иметь в виду, что не простое установление теории, но разрешение ее справедливости составляет настоящую область эмпирического естествоиспытателя. Чем менее кто-либо представляется точным в эмпирическом анализировании фактов, тем менее он имеет право на построение теоретических комбинаций. Если рассматривать спор между двумя знаменитыми сочленами французской Академии о методе естественных наук, независимо от его национального интереса, то окажется несомненным, что именно метода Кювье есть такая, которая должна принести естествознанию прочные и истинные плоды. Эта метода отнюдь не исключительно эмпирична, и хотя она и опасается установления общих законов, но при ней анализ фактов всегда зависит от постоянной, точной, логической операции ума. Напротив того, знаменитый Жофруа вследствие стремления к аналогиям и законам, несмотря на весь талант, ум и заслуги, все-таки часто и сильно ошибался. Не подлежит, однакоже, сомнению, что бессмертный Кювье в упомянутом споре не раз был неправ и заходил чересчур далеко. Метода, против которой он восстает, часто приводила как в Германии,

так и во Франции к бесплодным умозрениям. Но возвышенный образ, который получила анатомия через посредство истории развития и сравнительной анатомии в философском смысле, особенно в Германии, соответствует очень мало недостаткам принципов, которые оспаривает Кювье. В действительности невозможно отрицать того, что природа в каждом большом отделе животного царства не уклоняется от известного плана творения и сложения из частью различных, частью же аналогических частей, что этот план лежит в основе всех позвоночных и что природа допускает только в виде исключения сокращение и увеличение числа в силу индивидуальных свойств отдельных существ».

Эта цитата чрезвычайно рельефно характеризует как взгляд Мюллера, так и воззрение целого положительного направления, непосредственно предшествовавшего дарвиновскому. Дедуктивному методу отводится самая скромная роль, и в то же время на взаимное родство животных смотрится, как на выражение общего плана в совершенно схематическом, идеальном смысле слова, тогда как о возможности кровного родства между различными видами не упоминается вовсе как о предмете, выходящем из пределов положительной методы. Само собою явствует, что, являясь сторонником Кювье в споре его с Э. Ж. С.-Илером, И. Мюллер наносит идее трансформизма в Германии приблизительно такой же ущерб, какой она потерпела во Франции от Кювье. Понятно также, что эти два великих человека, действовавших друг за другом на несколько поколений, должны были сильно задержать ход развития теоретических воззрений на организованный мир. И. Мюллер относится к теории трансформизма, если можно, еще более отрицательно, чем Кювье, и вот почему о ней ничего не говорилось на профессорских лекциях в те времена, когда был жив Мюллер и когда в числе слушателей его был Геккель и многие другие из живущих еще натуралистов.

Хотя во взглядах Мюллера на вопрос о виде и разновидности не заключается ничего существенного, чего бы уже не было

раньше его высказано Палласом или Кювье, тем не менее, ввиду большого значения берлинского профессора в деле исторического развития науки, нам необходимо несколько остановиться на них.

В конце своего знаменитого «Руководства физиологии» Мюллер посвящает главу вопросу о разновидностях у животных и человека. Тут он, во-первых, настаивает на том, что нужно строго различать вид от расы. «Расы животных и растений изменяются среди различных условий, влиянию которых они подвержены при распространении на поверхности земного шара; но претерпеваемые ими изменения никогда не заходят за пределы, назначенные виду». Далее: «Вид совершенно неспособен приблизиться к признакам другого вида, а тем менее — превратиться из одного в другой. Если животные формы переходят одна в другую посредством постепенных градаций, то зоологи не могут смотреть на них, как на различные виды. Совершенно иное должно сказать по отношению к разновидности. Сходные производительные индивидуумы разновидности, определенной расы, обладают существенными свойствами вида, вследствие чего в них постоянно заключена отдаленная возможность произвести все другие разновидности того же вида, предполагая, что внутренние и внешние условия остаются неизменными в продолжение длинного ряда поколений. Но по отношению к видам нет ни малейшей возможности, чтобы один из них был произведен другим. Судя по тому, что происходит ныне в животном царстве, мы имеем право думать, что они были созданы каждый отдельно, независимо друг от друга». Догматический и уверенный тон этих афористических положений представляется поистине замечательным наряду с принципами положительного метода, принятого Мюллером. Откуда, в самом деле, почерпнуто такое глубокое и непоколебимое убеждение в существенном отличии вида от разновидности и в безусловной неизменяемости первого? Где тот эмпирический материал, который бы допускал такую теорию в науку и притом в качестве основного принципа? Мюллер обо всем этом не позаботился, несмотря на что, однакоже, он упорно стоит за этот принцип, как это всего лучше видно из

следующего места его биографии: «Мюллер учил непостоянству видов и палеонтологическому догмату о периодических творениях,— говорит один из знаменитейших учеников его, Дю-Буа-Рэмон.*— Он оставался непоколебим, когда ему говорили, что из сходства даже самых древних животных мумий из египетских границ с ныне живущими представителями тех же видов так же невозможно заключать о непостоянстве видов, как из дифференциала дуги кривой невозможно вывести природу ее. На него не действовало, когда ему замечали, что все то, что говорят нам наши коллекции о вымерших видах животных, едва ли даже так относится к некогда жившему в действительности миру, как сохранившиеся в наших музеях остатки от сокровищ искусства древности относятся к тому, что некогда в действительности украшало улицы и галлереи Рима и Эллады». С таким же упорством доказывал он и невозможность произвольного зарождения в природе на том основании, что при произведенных в лабораториях опытах никогда не получалось произвольно зародившихся организмов.

Интересно заметить, что как Мюллер, так и его предшественники Паллас и Кювье, отрицая, в силу принципов положительного метода, возможность изменения и превращения видов, находили в то же время согласным с этими принципами признание гипотезы отдельных творений и идеального плана творческой природы, т. е., восставая против недоказанных, a priori построенных теорий, имевших в свою пользу только логические основания, они с особенной легкостью возвращались к еще менее доказанным и лишенным логической подпоры, но общераспространенным укоренелым традиционным воззрениям. Явление это не есть вещь случайная, и проявление его мы на каждом шагу встречаем в различных сферах.[34]

Но отрицая всякую возможность признания кровного родства между различными животными, И. Мюллер (и его школа)

* Gedächtnissrede auf Johannes Müller, в «Abhandlungen der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin», 1860, стр. 129.

особенно ревностно предался мысли об общем плане организации, и работы его в этом направлении всеми признаны за образцовые. Последние десять лет своей жизни он посвятил изучению процессов развития иглокожих, относительно которых он первый пролил ясный свет в науке. Собрав значительный фактический материал, он привел его в стройный порядок и сделал ряд выводов «об общем плане в развитии иглокожих». При отыскании этого плана он поступает следующим образом: «Идеальная основная форма личинок иглокожих может быть найдена при сведении к общей средней самых молодых личинок офиур, морских ежей и голотурий из периода, когда у них образуется мерцательный снурок».*

Полученный таким образом основной тип Мюллер поясняет нагляднее помощью схематических рисунков, на которых у него рядом изображены различные формы личинок и постепенное их происхождение от основной типической формы. В этом случае Мюллер поступает совершенно сходно с новейшими дарвинистами, отличаясь только несравненно большей солидностью при разработке предмета и еще тем, что он говорит об идеальном основном типе, тогда как дарвинисты принимают, что основная форма, общая личинкам различных иглокожих, есть именно живой остаток от того первобытного животного, который породил различных представителей иглокожих.**

---

* Ueber den allgemeinen Plan in der Entwickelung der Echinodermen, в «Abhandlungen der Berliner Akademie», 1853, стр. 41.

** В этом отношении в высшей степени поучительно сравнение главы «Об общем плане личинок иглокожих» И. Мюллера с соответствующей частью восемнадцатой главы «Естественной истории мироздания» Эрнста Геккеля. Не вдаваясь подробнее в это сравнение, которое было бы скорее у места в одной из последующих глав, скажу только, что Геккель заимствует схематические рисунки у И. Мюллера, но выдает их за настоящие и, кроме того, прибавляет еще рисунки нескольких стадий развития морских лилий, которые развиваются по иному типу и потому были исключены Мюллером из общего плана. В то же время Геккель выдает, разумеется, это схематическое сопоставление за выражение действительной генеалогии иглокожих.[15]

Влиянием И. Мюллера и Кювье наука в Германии направилась на новые, не исследованные до тех пор области биологического естествознания и совершенно отклонилась от общих вопросов вообще и от вопроса о трансформизме в частности. С этой поры все силы устремляются на обогащение фактических познаний и на непосредственные индуктивные выводы, причем Германия вступает в лучшую, наиболее плодотворную стадию своего научного развития. В ней почти целиком созидаются целые отрасли, как, например, гистология и эмбриология, и она становится первенствующей страной в деле точного метода и точной науки.

Всеобъемлющие натурфилософские вопросы положительная школа устраняет вовсе, считая их несозревшими для научного обсуждения, и потому обходит молчанием немногочисленные попытки объяснить происхождение видов путем постепенного изменения одних форм в другие. Вот, например, как относится к этому вопросу один из весьма выдающихся немецких ученых положительного периода — Бурмейстер. Упоминая о теории предполагаемого происхождения человека от обезьяны, он говорит в подстрочном примечании: «Теория превращения видов при переходе из одного геологического периода в другой, принимаемая многими знаменитыми учеными, может говорить и за это парадоксальное понятие. Я, как в этом случае, так и вообще, не принадлежу к ее приверженцам, ибо *она не может быть доказана*». Таким кратким замечанием в настоящее время никто бы не удовлетворился, но во время господства направления, основами которого были Кювье и И. Мюллер, оно было совершенно достаточно, так как вполне гармонировало с общим настроением. Также и в учебниках и руководствах того времени или вовсе не говорилось о занимающем нас вопросе, или же говорилось вскользь в совершенно отрицательном духе, причем обыкновенно указывалось на постоянство видов и изменяемость разновидностей.

Нельзя игнорировать, однакоже, и обратную сторону медали. В течение всего положительного периода, даже в наиболее

скептические его времена, раздавались отдельные голоса в пользу теорий трансформизма. Правда, голоса эти были чрезвычайно слабы и тон речи был до того нерешительный и неуверенный, что на них никто не обращал, да и нельзя было обратить особенного внимания. К тому же нерешительность эта нередко вела за собою противоречия, примером чего может служить Бронн, ученый, обладавший громаднейшими фактическими познаниями и, очевидно, сочувствовавший идеям трансформизма, но не решавшийся высказаться прямо в этом смысле до появления знаменитого сочинения Дарвина.

Я не стану перечислять здесь имен и приводить цитаты из различных сочинений положительного периода, из которых более или менее ясно следует, что авторы их не разделяли общепринятого отрицательного отношения к вопросу об изменяемости видов. Труд этот отчасти уже выполнен Зейдлицем (во втором издании его сочинения «Die Darwin'sche Theorie»), и из собранных им фактов оказывается, что, высказываясь в пользу теории трансформизма, ученые положительного периода или ограничивались одним этим, или же высказывались несколько подробнее, но всегда повторяя аргументы прежних авторов, более свободно и обстоятельно трактовавших вопрос об изменяемости видов.

Как образец следует привести только выдержку из общего морфологического трактата Виктора Каруса, ныне очень ревностного последователя трансформизма. «Я могу надеяться не быть непонятым, — говорит он,* — если, ввиду нынешней формы наших классификаторных стремлений и ввиду родства известных форм организмов, напомню, что первоначально созданные организмы, дошедшие до нас из достоверно древнейших геологических слоев, обнаруживают, кроме их органического характера, только общие свойства группы, к которой мы их относим, и что ввиду этого мы можем, конечно не иначе, как в смысле ограниченном абсолютным отсутствием возможного

* System der thierischen Morphologie, 1853.

доказательства, признать их за прародителей, из которых, путем продолжительного размножения и приспособления к очень различным условиям жизни, произошло богатство форм нынешнего мироздания».

Этот отголосок мнений более ранних периодов научного развития, высказанный притом в столь туманной и робкой форме, очевидно, не мог иметь иного значения, кроме того, чтобы показать, что идея общего происхождения организмов не совершенно задушена положительным направлением, но еще тлеет под его давлением. И в самом деле, чуть только, с появлением трактата Дарвина, явилась возможность высказаться более смело и решительно, как вся Германия оказалась переполненной последователями идей трансформизма, в старой *бюффоновской*, или *ламарковской*, или же в новой — *дарвиновской* форме. Никогда еще, кажется, не совершалось столь резкого переворота в научном направлении, как переход от положительной школы к ново-философской, или дарвиновской.

Но строгие оковы положительного направления могли заглушать развитие теоретической мысли только в науке; философия была от них свободна, и потому она гораздо прямее высказывалась по отношению к занимающему нас вопросу. *Шопенгауэр*, занимающий одно из очень высоких мест в ряду немецких философов нынешнего века в силу своего остроумия и оригинальности, говорит очень ясно об изменении одних видов в другие. Вот для примера одно очень замечательное место:* «Легко понять, что, например, череп человека сложен из восьми костей затем, чтобы, при рождении, кости эти, соединенные родничками, могли сдвигаться; но почему цыпленок, разбивающий скорлупу яйца, должен иметь то же число черепных костей — этого понять нельзя. Поэтому мы должны принять, что этот анатомический элемент имеет основанием отчасти единство и тождество воли

* Ueber den Willen in der Natur, третье посмертное издание (первое появилось в 1835 г.), Лейпциг, 1867, стр. 53.

к жизни, отчасти же то обстоятельство, что *первичные формы* (Urformen) *животных произошли одни от других, вследствие чего сохранился основной тип целой группы, или ствола*». Особенно серьезное значение имеет последняя мысль, именно, что основные типические признаки животных могут не иметь непосредственного значения в их жизни, но являются вследствие передачи их при изменении одних форм в другие, — мысль, составляющая одно из существенных оснований рациональной морфологии.

Другой немецкий философ, еще более развивший основы идей трансформизма, есть *Бюхнер*, сочинение которого «Kraft und Stoff» может быть признано за кодекс философского материализма девятнадцатого столетия, подобно тому как «Système de la Nature» была признана кодексом материализма прошлого века.

Бюхнер, устанавливая механический взгляд на органическую природу, старается доказать, что первые организмы должны были образоваться путем произвольного зарождения и затем дать вследствие ряда изменений и превращений все остальные, более высоко организованные существа. Он указывает на существование переходных форм между большими животными группами, например, между ящерицами и птицами, птицами и млекопитающими и пр. Что же касается переходов между отдельными видами, которых обыкновенно не открывает нам палеонтология, то их и быть не должно. Бюхнер всего более приближается к воззрениям Этьена Жофруа Сент-Илера, так как он думает, что более высшие организмы произошли не от готовых низших форм, но от их зачатков, причем обусловливающим моментом он также считает влияние внешних условий.

В подтверждение этого воззрения Бюхнер ссылается на явления превращения и перемежающегося размножения, причем одна форма, например гусеница, превращается резко, в короткое время в другую форму, например бабочку, или же дает такую форму путем размножения, как, например, в случае образования медузы из почки гидрополипа.

Бюхнер ссылается также на предполагавшееся образование улиток внутри голотурий, явление, которое с тех пор получило совершенно иное объяснение, ничуть не указывающее на превращение видов.[36]

Вообще говоря, хотя Бюхнер и не представляет ничего существенно нового по отношению к вопросу о трансформизме, но он имеет значение как один из наиболее смелых и в то же время довольно трезвых защитников этой теории в то время, когда ко всем натурфилософским теориям относились с крайним пренебрежением.



IV

Патрик Матью — основатель теории естественного подбора.— Философы.— Обзор двух первых эскизов Уэллеса.

В [37] историческом очерке взглядов на вопрос о происхождении видов Дарвин приводит целый ряд английских писателей, высказывавшихся до него в пользу теории трансформизма; но по большей части ученые эти ограничивались краткими замечаниями о том, что виды изменчивы и могут происходить из разновидностей. Всех более выдающимся представляется *Патрик Матью*, который еще в 1831 г. высказал основы теории естественного подбора, т. е. указал на то, что виды изменяются в силу переживания особей, отличающихся какими-нибудь признаками, выгодными для сохранения их самих или их потомства. Мысль эта не обратила на себя ничьего внимания, и так как она была высказана между прочим, без подробного развития и доказательств, то прошла бесследно в науке и получила лишь историческое значение.

В более подробном виде идея трансформизма получила и в Англии свое развитие среди философов. Так, она была высказана анонимным автором сочинения «Vestiges of Creation», который, подобно Э. С.-Илеру и Бюхнеру, старался объяснить пробелы между ближайшими животными предположением, что организмы изменялись быстро, скачками, вследствие приспособления к окружающим условиям среды. [38] Знаменитый современный философ *Герберт Спенсер* в 1852 г. также самостоятельно пришел к убеждению в изменяемости органических видов, что̀ он, подобно Бюффону и его последователям,

сводит главным образом на изменение внешних обстоятельств. Хотя воззрение его, в сущности, не представляло ничего нового, но оно могло иметь значение вследствие подбора доказательств из области истории развития, скотоводства и пр. Впрочем, эти философские трактаты не могли оказать большого влияния на научное движение уже по тому одному, что в них на первом плане являлась философия с ее целями, исходной точкой и методом. Наука, как мы видели, не обратила внимания и на отдельно высказанные остроумные мысли Матью и, можно думать, не остановилась бы долго и на блестящих соображениях Уэллеса. Ученый этот, совершивший в молодости путешествие в Южную Америку, отправился потом на острова Малайского архипелага с целью заняться естественной историей этого замечательного клочка земли, связывающего азиатский мир с Австралией; особенно ревностно взялся он за разработку насекомых и по преимуществу бабочек. Там-то он выработал теорию трансформизма, которую изложил в двух эскизах, из которых первый был напечатан в 1855 г., а второй, озаглавленный «О стремлении разновидностей неограниченно уклоняться от первоначального типа», появился в 1858 г., одновременно с первым очерком Дарвина, заключавшим в себе в сущности те же основные идеи.

В первом эскизе «О законе, регулировавшем появление новых видов» *Уэллес* старается доказать необходимость признания преемственного происхождения видов для объяснения основных вопросов зоологии и зоологической географии и палеонтологии.

Основная мысль автора заключается в том, что географическая и геологическая близость между соседними геологическими группами необходимо ведет к принятию существования кровного родства между этими группами. Мысль эту он выражает в форме следующего закона: «Каждый вид как в пространстве, так и во времени появился в период существования ранее появившегося близкого к нему вида». В приложении к классификации закон этот означает, что ближайшие виды находятся между собою

в кровном родстве, причем они могут находиться в отношении простой преемственности или же в более сложном родстве; так, например, один вид может непосредственно произойти от другого, или же несколько соседних видов могут иметь одного общего родоначальника. Тот же закон приложим и к объяснению многих фактов геологического распространения животных.[39] Так, например, известно, что океанические острова бывают населены исключительно им одним свойственными видами, но принадлежащими не к особенным группам, а к тем же большим группам, которые населяют ближайший материк. Примером могут служить Галапагосские острова, имеющие большое количество самостоятельных видов, принадлежащих к южноамериканским родам. По теории трансформизма следует, что галапагосские виды произошли путем изменения первичных колонистов, переселившихся в давние времена из южно-американского материка. Никакая другая теория (например, теория самостоятельного творения) не объясняет этого явления так ясно, как теория преемственного происхождения видов. То же объяснение применимо, по Уэллесу, и к фактам геологического распределения видов, которое вообще параллельно географическому распределению. Ближайшие в системе виды находятся обыкновенно вместе в одном и том же слое, как это и должно быть согласно с принципами теории трансформизма. Теория эта объясняет также смысл существования многих органов, не выполняющих никакой физиологической роли в организме. По мнению Уэллеса, эти так называемые рудиментарные органы суть зачаточные образования, так сказать, потенциальные органы, которые могли развиться только у других, происшедших путем филиации, существ. Так, например, зачаточные конечности змей, не играющие в их жизни никакой роли, должны были развиться в цельные органы у существ, происшедших от змей, положим — у ящериц.

В рассмотренном нами первом эскизе Уэллес доказывает только необходимость ввести идею трансформизма в круг научных теорий и показывает, как много существенных фактов может

быть объяснено с ее помощью. О том, каким образом могло совершаться самое изменение одних видов в другие, он не распространяется вовсе. Ответом на этот вопрос служит второй эскиз, в котором автор старается показать, что теория трансформизма в форме, предложенной Ламарком, не объясняет так полно вопрос о происхождении видов, как другой вид той же теории, сводящий процесс изменяемости органических видов к сохранению, или переживанию, признаков, наиболее выгодных для приспособления организма к окружающим условиям.

В основе этого второго эскиза заключена мысль, что господствующее понятие разновидности не выдерживает критики. Основываясь на наблюдении, что искусственные разновидности домашних животных при возвращении их к первобытному образу жизни большей частью стираются и переходят к первоначальному виду, ученые стали смотреть на разновидность вообще как на нечто очень непрочное и весьма склонное переходить обратно в первоначальную форму. По мнению Уэллеса, такое представление об основном характере разновидности неверно, так как оно выведено из наблюдения над одомашненными животными, которые отнюдь не могут служить мерилом явлений, совершающихся в свободной природе. Уэллес приходит, напротив, к заключению, что разновидности могут безгранично уклоняться от первоначальной формы и переживать последнюю в том случае, если они обладают какими-нибудь признаками, выгодными с точки зрения приспособляемости животного к окружающим условиям. Для того чтобы пояснить все громадное значение такой выгоды, Уэллес указывает на борьбу за существование в природе и на законы населения видов. Непосредственное наблюдение убеждает, что в короткий период времени население страны не изменяется значительно: число особей каждого вида остается приблизительно постоянным; между тем число народившихся особей бывает очень значительно даже в короткий промежуток времени. Отсюда следует, что числу рождений соответствует такое же число смертных случаев, а так как из

наблюдения известно, что ежегодно рождается большое количество животных, то ясно, что смертность в природе очень значительна. Ради самосохранения животное должно поэтому стараться избегнуть больших шансов смерти, т. е. бороться за существование, заботясь о прокормлении и защите от врагов. Если предположить, что средним числом цифра нарождающегося поколения только вдвое больше родительского поколения, то и тогда выйдет, что ежегодно умирает вдвое более животных, чем сколько их остается жить. Очевидно, что на первом плане умирают чересчур молодые, старые, больные, слабые особи и что переживают наиболее здоровые и сильные, т. е. такие, которые всего лучше могут обеспечить себе продовольствие и избежать многочисленных врагов.

Из предыдущего следует, что, ввиду жестокой и беспрерывной борьбы за существование, всякие полезные уклонения животных должны послужить им в этой борьбе и дать перевес над такими неделимыми, которые лишены таких уклонений, а еще более над такими, которые обладают каким-нибудь бесполезным или вредным уклонением. Так, например, антилопы с наиболее крепкими и длинными ногами будут несравненно легче избегать нападения хищных зверей, нежели их сородичи с короткими и слабыми ногами.

Сказанное по отношению к особям приложимо и к целым расам. Если одна раса будет снабжена более выгодными в борьбе за существование признаками, чем другая, то очевидно, что первая будет в состоянии пережить такие невзгоды, под влиянием которых вторая совершенно исчезнет с лица земли. То же самое получится, если какая-нибудь раса будет отличаться выгодными признаками от основного вида. При наступлении какого-нибудь неблагоприятного обстоятельства, например, сильной засухи или саранчи, поедающей огромные количества пищи и т. п., борьба за существование должна сделаться еще более тяжелой; напряжение животных для преодоления ее должно дойти до крайних пределов, и тут-то совершится перетасовка: особи расы, снабженной какими-нибудь преимуществами, останутся в живых,

тогда как особи рас, лишенных этих преимуществ, а также и основной вид — вымрут окончательно. В результате раса окажется заменившей собою основной вид, и возвращение к нему будет уже делом немыслимым, так как это возвращение должно быть неизбежно связано с вымиранием в борьбе за жизнь, т. е. несуществованием. Если же внешние условия, в силу которых данный признак расы сделал ее победительницей, снова изменятся, например, возвратятся к прежнему состоянию, то раса должна снова измениться, и в этом случае то изменение окажется наиболее выгодным, которое всего более приблизит ее к основному, уже вымершему виду. Подобный пример представляют нам, по мнению Уэллеса, расы домашних животных, которые, при переходе в дикое состояние, могут только в том случае справиться с борьбой за существование, если они наивозможно более приблизятся к дикой, т. е. первоначальной, породе. Таким образом может быть объяснено кажущимся возвращением к прежнему типу изменение одичалых животных, например лошадей в южноамериканских пампах. Таким образом, основное положение, что расы, одаренные полезными признаками, способны развиваться далее и переживать основной тип, объясняет не только происхождение новых видов на земле, но также и факт кажущегося возврата домашних пород к первобытному состоянию, т. е. аргумент, который в глазах господствующего учения всегда имел значение существеннейшего возражения против теории трансформизма.

Весь этот талантливый эскиз Уэллеса представляет собою только дедуктивное построение: ряд выводов из основного положения. Что касается фактической, реальной подкладки, то она у Уэллеса отделена в особый очерк (о малайских дневных бабочках), который появился в свете только в 1864 г., т. е. через шесть лет после принципов теории естественного подбора, вследствие чего и мы откладываем рассмотрение этого интересного эскиза до одной из последующих глав.



V

Общий очерк теории Дарвина.— Основные положения теории.— Естественный подбор и его результаты: расхождение признаков и совершенствование организации.— Половой подбор.— Другие факторы изменяемости видов.— Многостороннее приложение теории преемственного происхождения видов.— Устранение главных возражений против трансформизма

Мы проследили все главные фазы развития теории трансформизма до Дарвина. Мы видели, что основная идея — идея о происхождении видов друг от друга — была высказана в научной форме почти за целое столетие до Дарвина; что она была несколько раз развиваема в высшей степени талантливыми учеными; что она, несмотря на оказанное ей сильнейшее сопротивление со стороны самых крупных авторитетов науки, тем не менее пробилась наружу и дожила до настоящего времени. Мы видели, как менялись воззрения самих последователей трансформизма, как различно они смотрели на влияние внешних условий и как, наконец, были выработаны основные положения теории подбора (Матью в Англии и Ноденом во Франции). Но всего этого было недостаточно для того, чтобы поставить трансформизм на степень прочной научной теории. Мало было высказать хотя бы самые гениальные мысли, нужно было еще суметь развить их научным образом, доказать фактическую состоятельность основных априорических соображений и показать приложимость теории для разъяснения множества существенных вопросов науки. Задачу эту взял на себя гениальный английский натуралист, выработавший в течение долгого путе-

шествия и многолетних кабинетных занятий замечательную разносторонность и широту научного взгляда. Он соединил в себе качества как английского ученого-путешественника, так и немецкого книжного ученого и, вооружившись таким образом, написал сначала краткий обзор своей теории, основные положения которой оказались тождественными с теорией Матью, Нодена и особенно — Уэллеса, а потом более подробный трактат, озаглавленный: «О происхождении видов путем естественного подбора, или о сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование». Первый очерк был написан еще в 1844 г., но в печати появился лишь четырнадцать лет спустя, одновременно с первым эскизом Уэллеса.[40] Вслед за тем, в ноябре 1859 г., Дарвин выпустил в свет первое издание «Происхождения видов», которое [с тех пор] имело уже шесть изданий и было переведено на большинство европейских языков. Трактат этот составляет и до сих пор главный источник, из которого могут быть почерпнуты сведения о теоретических воззрениях Дарвина, несмотря на то, что этот ученый издал с тех пор еще четыре больших сочинения и несколько более мелких статей.

Прежде чем приступить к изложению существенных положений теории Дарвина, будет не лишено интереса указать на тот путь, каким пришел этот гениальный натуралист к основанию своего учения. Вот что сам он говорит об этом:* «Посетивши во время путешествия «Бигля» Галапагосский архипелаг, расположенный в Тихом океане, на расстоянии пятисот миль от берегов Южной Америки, я увидел оригинальные виды птиц, пресмыкающихся и растений, не существующих нигде в другом месте земли. А между тем все они носили на себе американский отпечаток. В песне пересмешника, в хриплом крике стервятника, в больших, похожих на канделябры, опунциях, я ясно видел соседство Америки, хотя острова эти и разделялись таким огромным количеством миль океана от материка и значительно отли-

* Прирученные животные и возделанные растения, т. I, 1867, стр. 10.

чались от него по своему геологическому строению и климату. Еще удивительнее было то обстоятельство, что большинство обитателей каждого отдельного островка этого небольшого архипелага отличалось между собою видовыми признаками, хотя и обнаруживало чрезвычайно близкое сродство. Этот архипелаг, с его бесчисленными кратерами и голыми потоками лавы, казался весьма недавнего происхождения, и я вообразил себя как бы перенесенным к самому акту творения. Я часто задавал себе вопрос, каким образом могли появиться эти столь оригинальные животные и растения: самый простой ответ на это, казалось, был тот, что обитатели различных островов произошли друг от друга и подверглись постепенным изменениям в ряду последующих поколений, а что все население архипелага произошло от особей большого материка, именно Америки, откуда переселенцы могли, конечно, быть заброшены сюда. Для меня, однакоже, еще долгое время оставалось загадкою, каким же образом могли появиться необходимые степени изменения, и это, по всей вероятности, навсегда бы осталось для меня нерешенным, если бы я не изучил наши домашние породы и не составил бы себе при этом верной идеи о всей силе подбора. Как только идея эта вполне развилась во мне, то, перечитывая сочинение Мальтуса «О народонаселении», я тотчас же увидел, что естественный подбор должен быть неизбежным результатом быстрого размножения всех органических существ; что же касается борьбы за существование, то я был приготовлен вполне оценить ее моими долгими наблюдениями над нравами и привычками животных».

Самое беглое и поверхностное знакомство с домашними животными и растениями указывает уже на значительную степень их изменчивости, и притом в очень различных направлениях. Хотя причины этого явления еще не вполне раскрыты, тем не менее можно с уверенностью сказать, что множество случаев изменяемости зависит от изменения условий существования одомашненных пород. В некоторых случаях эти измененные условия действуют непосредственно на различные части организма,

в других же случаях они влияют через посредство системы размножения. Наблюдениями доказано, что явления размножения животных и растений в высшей степени чувствительны к изменению существования: в большом количестве примеров животные, очень легко привыкавшие к условиям одомашненной жизни, тем не менее оказывались или почти, или вовсе бесплодными. Достаточно же одного повышения или понижения плодовитости, чтобы повлиять изменяющим образом на самые различные части животного организма.

Хотя самый факт изменяемости и зависимость ее от условий существования стоит в высшей степени прочно, тем не менее многие законы этого явления или вовсе неизвестны, или же известны не в достаточно полном виде. Из числа этих законов должен быть поставлен на первый план закон соотносительного изменения, который заключается в том, что изменения одного какого-нибудь органа необходимо влекут за собою изменения и других определенных частей. Так, например, удлинение клюва находится в соотношении с ногами, следовательно, влечет за собою изменения последних. Подобное же соотношение замечено и между зубами и роговыми образованиями (волосами, рогами). Самый факт соотносительного изменения не подлежит сомнению, ввиду подкрепляющих его многочисленных примеров, но относительно причин этого замечательного явления наука находится еще в полном неведении.

Еще более обыденной и общеизвестной, чем изменяемость, представляется наследственная передача признаков. Значительное количество самых точных наблюдений доказывает, что унаследуются не только существенные и с давних пор упрочившиеся признаки, но даже и мелкие индивидуальные отличия, каковы бородавки, жесты и пр. Известно также, что путем наследственности могут быть передаваемы не только прирожденные свойства, но и приобретенные, как, например, задатки некоторых болезней. Утверждают даже, что иногда передаются изменения, получившиеся в результате операций, например, обрубленный хвост у собак и т. п.[41]

Изменяемость признаков и наследственная передача их составляют два существеннейших фактора, с помощью которых человеку удалось образовать столько пород из окружающего мира животных и растений и приспособить их для выполнения стольких специальных целей. Достижением такого результата человек обязан способу, помощью которого он оказался в состоянии регулировать определенным образом многочисленные изменения, претерпеваемые организмами. С давних пор человек подбирал для приплода только таких неделимых, которые представляли какую-либо выгоду в его хозяйстве, и потому он останавливался или на таких, которые были крепче, здоровее и выносливее, или же подбирал особей, обладавших признаками, соответствующими какой-нибудь специальной цели, например, тониной шерсти, чутким обонянием и т. п. При этом приеме нужно было позаботиться не только о подборе данных особей, но также и об уединении их от худших особей, чтобы тем предупредить возможность скрещивания между ними и, следовательно, потерю полезных признаков. С этою целью хозяин должен был или убивать худших неделимых, как это и ныне делается с новорожденными черными ягнятами в тех местностях, где ценятся только белые овцы, или же удалять их и изолировать от подобранных индивидуумов.

Путем искусственного подбора человеку удалось произвести значительное количество пород, из которых одни были произведены вследствие подбора мелких индивидуальных особенностей, тогда как другие явились в результате подбора резких, иногда уродливых уклонений.

Познакомившись с основными моментами происхождения одомашненных пород, Дарвин переносит ту же точку зрения на всю организованную природу вообще. Хотя в домашнем состоянии животные и растения подвержены большей изменчивости, чем в свободной, дикой природе, тем не менее и тут замечается множество примеров нередко очень резкой изменяемости. Не говоря уже о том, что всякая особь имеет какие-нибудь ей свойственные индивидуальные особенности, в природе

нередко наблюдаются признаки, характеризующие одну часть неделимых вида и отличающие ее от другой части того же вида. Таким образом, часты изменения в окраске особей одного и того же вида, в числе суставов и т. п. Между видами особенно отличаются некоторые присутствием большого количества таких разновидностей, или вариететов, и вследствие этого в систематике господствует сильное разногласие относительно границ и определения таких видов. Особенно часты так называемые географические или местные разновидности, т. е. определенные, хотя и мелочные, видоизменения частей у одного и того же вида, смотря по местностям, в которых он водится.

Если, с одной стороны, может быть признано верным, что изменчивость присуща организмам, живущим независимо от прямого влияния человека, то, с другой стороны, несомненно, что наследственность составляет свойство, общее всему организованному миру. Теперь спрашивается: существует ли в свободной природе что-либо, что было бы в состоянии действовать подобно подбору человека, т. е. регулировать изменчивость и обусловливать тем образование новых форм? Хозяин подбирает лучшие особи своих животных и растений в том случае, если он хочет улучшить породу, или сохранить ее от вредных примесей, или, просто, если он не в состоянии содержать всех имеющихся у него особей. Он режет черных ягнят с тою целью, чтобы не попортить своей породы, режет толсторунных овец и оставляет наиболее тонкорунных, чтобы улучшить породу, и, наконец, он оставляет лучших неделимых в том случае, если неурожай или какая-либо другая невзгода не позволяют ему продержать все стадо в целости. Из приведенных трех примеров последний всего более подходит к тому, что ежедневно совершается в свободной природе. В ней нет факторов, которые бы улучшали или сохраняли породы ее ради какой-нибудь задуманной цели, но в ней постоянно оказывается невозможность продержать и прокормить весь имеющийся налицо запас организованных неделимых. Нужда и в природе является часто вследствие неурожая пищи, причиняемого усиленным холодом, наводнением и пр.;

часто же и помимо этого возникает нужда вследствие чересчур усиленного размножения животных и растений. Закон Мальтуса приложим не к одному человеку, но и ко всему животному и растительному миру. Если взять в пример существо с наименьшей плодовитостью, например слона, и то окажется, что численность его потомства в сравнительно короткий период перейдет предел, при котором все оно могло бы просуществовать. Дарвин рассчитывает, что при предположении, что слон становится зрелым в тридцать лет и что он достигает столетнего возраста и производит шесть детенышей, в период от 740 до 750 лет от одной пары должно произойти девятнадцать миллионов неделимых.[42]

Итак, по мнению Дарвина, природа находится в состоянии перенаселения, вследствие чего в ней постоянно происходит борьба за существование, т. е. соперничество между неделимыми из-за прокормления, охранения от врагов и размножения. Борьба эта, как и всякая конкуренция, всего сильнее между неделимыми, потребности которых наиболее близки и которые, следовательно, всего более сродны друг с другом. Отсюда вытекает, что она должна быть всего ожесточеннее между особями и разновидностями одного вида, затем между соседними видами и т. д.[43] Очевидно, что та из борющихся сторон, которая будет отличаться каким-нибудь выгодным признаком, которого не окажется у другой стороны, выйдет победительницей и мало-помалу вытеснит более слабого соперника. Этот процесс переживания сильнейшего в борьбе и оттеснение и вымирание слабейшего и составляет сущность процесса, названного Дарвином *естественным подбором*. Подобно тому, как искусственный подбор человека состоит в отборке и отделении особей, наиболее выгодных в его хозяйстве, и в уничтожении особей бесполезных или вредных, подобно тому естественный подбор сохраняет и изолирует особи, наиболее выгодно приспособленные к борьбе, и уничтожает особи, менее одаренные в этом отношении. Так как многие критики нередко видели в этом доказательство целесообразности всей теории подбора и так как вообще довольно часто встречаются недоразумения относительно основных принципов Дарвина, то я счи-

таю уместным привести один из находящихся у Дарвина схематических примеров, приведенных им для уяснения его взгляда о происхождении видов путем естественного подбора. Представим себе хищное животное, например волка, который в данной местности поедает различных других животных, добываемых отчасти хитростью, частью же посредством силы и быстроты. Предположим далее, что самая быстроногая добыча, например олень, почему-нибудь очень сильно размножилась или что другие животные, служащие пищей волкам, значительно уменьшились в числе. При этих условиях волки, конкурируя между собою в деле добывания, т. е. ловли зверей, должны будут напрячь свои силы в этой борьбе, и те из них, которые будут от природы снабжены более легким сложением и большей быстротой бега, окажутся наиболее одаренными и пересилят менее быстроногих и более неуклюжих волков. Продлив мысленно этот процесс переживания особей первой категории, легко допустить, что по прошествии некоторого времени образуется раса быстроногих волков, которая в данном случае как сильнейшая вытеснит и заместит обыкновенную, основную породу. Сходство этого явления с процессом образования борзой породы собак кидается в глаза, но основное отличие заключается только в том, что в случае с волком участвует естественный подбор, а в деле борзой — искусственный. В доказательство того, что выбранный Дарвином пример, несмотря на свою схематичность, соответствует фактической действительности, может быть приведено наблюдение Пирса, по которому на Катскильских горах, в Соединенных Штатах, водятся две разновидности волка, из которых одна, добывающая оленей, отличается легкостью, вроде борзой, тогда как другая более неуклюжа и коротка и чаще нападает на стада овец.

Ввиду сложности условий существования, а следовательно, и сложности борьбы, естественный подбор может действовать во множестве самых различных направлений, и потому легко может случиться, что признак, подбираемый им в одном случае, будет устраняться в другом. Стоит только предположить, что

в приведенном примере с волком, после того как длинноногая порода осталась победительницей и вытеснила коротконогую, олени сделались реже или вовсе перевелись. Вследствие этого снова возникает борьба, в которой длинноногая и быстрая порода на этот раз окажется побежденной.

Но, быть может, несмотря на возможность столь разнообраз ного действия, существуют какие-либо пути, по которым направляется естественный подбор? Дарвин указывает на два таких пути, ведущие к двум большим категориям явлений. Первый из них имеет в результате расхождение признаков. Естественный подбор, вообще говоря, благоприятствует изменчивости, потому что она облегчает существование организмов. Чем более отличаются две какие-либо формы друг от друга, тем более они будут в состоянии занять различные места в природе и тем больше их может, следовательно, просуществовать. Так, например, если между особями какой-нибудь наземной породы возгорелась чересчур жестокая борьба за существование, то индивидуумы, способные к жизни в другой среде, например в воде, будут иметь значительный шанс победы. Тот же закон расхождения признаков постоянно наблюдается и в человеческой жизни. Сюда можно отнести, например, случаи, когда человек, видя, что в данном месте находится слишком много конкурентов по его специальности, выбирает себе другую, имеющую меньше представителей.[44] То же подтверждается давно уже сделанным наблюдением сельских хозяев, что данная местность более производит сена, если она засеяна многими и притом по возможности разнородными сортами растения, чем если она покрыта сплошь только одним какимнибудь видом. В силу закона расхождения признаков формы средние обыкновенно дают более специализованные виды, которые окажутся более сильными в борьбе за существование, нежели их родоначальник. Так, например, от основной всеядной формы могут произойти растительная и плотоядная формы, причем каждая из них, будучи более приспособленной к свойственному ей образу жизни, в состоянии будет вытеснить основную, всеядную родоначальницу.

Так как, вообще говоря, в природе до чрезвычайной степени распространено образование таких специализированных форм, то можно сказать, что расхождение признаков, лежащее в основании этого явления, составляет одну из наиболее выдающихся сторон действия естественного подбора. Дарвину было сделано замечание, что он чересчур преувеличил значение расхождения признаков и, наоборот, совершенно упустил из виду значение противоположного момента, именно схождение признаков. A priori легко притти к мысли, что если, например, два соседние рода, в силу закона расхождения, произведут большое количество расходящихся видов, то легко может случиться, что крайние виды обоих родов сойдутся и дадут вместе один новый род. Несмотря на кажущуюся вероятность такого предположения, Дарвин, однакоже, приходит к убеждению, что в природе полного схождения никогда произойти не может и потому самый принцип схождения должен быть отвергнут.

Другой широкий путь, по которому действует естественный подбор, есть, по мнению Дарвина, усложнение, или усовершенствование организации. Понимая под этим явлением, вообще говоря, специализирование органов и приспособление их к отдельным отправлениям, т. е. разделение труда между органами, легко согласиться с тем, что всякий шаг в этом направлении должен представлять выгоду в борьбе за существование и потому фиксироваться с помощью естественного подбора. В этом отношении можно по отношению к отдельным органам целого существа повторить те же общие соображения, какие были высказаны относительно специализирования разновидностей одного и того же вида. Подобно тому как естественный подбор благоприятствует расхождению основного всеядного вида на две более специализированные формы (плотоядную и растительную), подобно тому он дает перевес и формам, у которых для двух отправлений существует два отдельных органа, над видами, у которых для той же цели находится всего только один орган. С этой точки зрения Дарвин объясняет замеченное геологами прогрессивное развитие животного и растительного мира

в течение геологических эпох — явление, которое Ламарк объяснял присутствием у живых существ внутреннего стремления к совершенствованию.

Принимая, что, вообще говоря, т. е. в большинстве случаев, естественный подбор ведет к совершенствованию, Дарвин не допускает, однакоже, чтобы такой результат необходимо получался в каждом данном случае. Таким образом, легко представить себе, что при простой внешней обстановке сложная организация не только не составила бы удобства, но, напротив, служила бы обузой организму, вследствие чего естественный подбор должен ее по возможности устранить. И в самом деле, в случаях паразитического образа жизни, где животное вступает в чрезвычайно простую среду, очень часто встречаются примеры так называемого возвратного, или регрессивного, развития, при котором организация упрощается нередко до поразительных размеров. С этой точки зрения становится также понятным, почему многие формы не изменились в течение очень долгого периода и сохранили свою первоначальную простоту устройства. В этих случаях всякие изменения были бы невыгодны, и потому они должны были быть устранены естественным подбором. Таким образом, хотя этот фактор в большинстве случаев обусловливает повышение, усложнение и, следовательно, прогресс организации, тем не менее в других случаях он служит причиною регресса и, кроме того, может задерживать организм на одной ступени.

Естественный подбор, фиксируя и накопляя признаки, полезные в борьбе за существование, действует не только на такие стороны организма, которые существенны для жизни индивидуума, но он также подбирает и признаки, имеющие значение для жизни вида, т. е. для размножения и воспитания молодого поколения. Таким образом, ему должны быть приписаны те разнообразные и часто в высшей степени удивительные приспособления, с помощью которых цветочная пыль попадает на рыльцо пестика, а также те многочисленные органы, которыми снабжены животные для охранения и прокормления своих детей, для удержания самки и т. п. Но в этой сфере к естественному

подбору присоединяется еще другой фактор — половой подбор, который действует на более мелочные стороны, оставляемые в стороне естественным подбором. Последний накопляет признаки, необходимые для того, чтобы размножение могло совершиться, но он не касается отличий, не имеющих значения в борьбе за существование. Так, например, естественный подбор может содействовать образованию органов для отыскивания самцом самки, положим, для усовершенствования обоняния, зрения и пр.; он может также произвести некоторые половые отличия между самцом и самкой, для более скорого распознания друг другом, но с точки зрения естественного подбора совершенно индифферентно, будут ли данные половые отличия более или менее красивы, будет ли голос самца более или менее мелодичен и т. п. Накопление и фиксирование этих последних особенностей выпадает на долю полового подбора. Дарвин приписывает этому фактору очень большую роль в природе. По его мнению, половой подбор обусловливает образование многих отличительных признаков между самцом и самкой, например, отличия в цвете, голосе, общей наружности и различных украшениях (грива льва, хвост петуха и пр.), короче сказать, все так называемые *вторичные половые признаки*, т. е. такие, которые находятся не в прямом, а посредственном отношении к размножению. Сюда же относятся орудия боя, свойственные самцам многих видов, например, рога, шпоры, большие клешни и пр.

Подобно тому как естественный подбор накопляет признаки, имеющие значение в борьбе за существование, половой подбор фиксирует особенности, важные в половой борьбе, т. е. в конкуренции, или же в борьбе в тесном смысле между самцами из-за обладания самкой. Натуралисты много раз наблюдали как драку, так и щеголянье самцов перед самкой с целью понравиться ей и быть избранным для брачного союза. Такая борьба особенно свойственна животным, живущим в многоженстве, где поэтому всегда чувствителен недочет в самках. Но, кроме того, половая борьба свойственна и другим животным, не потому, чтобы у них существовало больше самцов, чем самок, но потому, что

обыкновенно самцы созревают раньше самок и несколько соперников всегда уже ждут появления первых самок. Тут-то и возникают бои, певческие турниры, щеголянье цветами и пр., т. е. пускаются в ход все средства вступить в обладание самкою.

Большею частью признаки, приобретаемые самцами в силу полового подбора, передаются по наследству только одному мужскому полу, но это не составляет необходимого правила. Иногда такие признаки могут быть передаваемы обоим полам, и эти случаи особенно интересны с точки зрения вопроса о происхождении видов, так как тут отличительными признаками могут являться органы, бесполезные с точки зрения естественного подбора. Так, например, следует признать, что рога, составляющие теперь большею частью принадлежность одного мужского пола, приобретены самцами в силу полового подбора; между тем у некоторых видов они свойственны обоим полам, что составляет немаловажный отличительный признак видов (например у северного оленя). Имея в виду эти факты, становится возможным объяснить случаи, которые непонятны с исключительной точки зрения естественного подбора; с этой точки зрения Дарвин приписывает происхождение отличительных признаков рас человека влиянию полового подбора.*

Действие естественного подбора может изменяться у общественных животных в том отношении, что им будут подбираемы признаки, полезные для большинства членов общины, несмотря на то, что они индифферентны или даже вредны для индивидуальной жизни отдельной особи. Сюда относятся случаи приобретенного бесплодия и образования некоторых органов у работниц пчел, муравьев и термитов. У некоторых муравьев между работницами есть особи, тело которых наполняется сладким медообразным веществом, вследствие чего туловище их до того увеличивается, что передвижение становится невозможным. Такие особи играют роль кладовых, которые, при наступлении надобности, прогрызаются и выпоражниваются на потребу молодого поко-

* См. подробности об этом в статье «Антропология и дарвинизм» в «Вестнике Европы», 1875, январь.

ления.[45] Этот случай может быть приведен в доказательство того, что естественный подбор в состоянии подбирать даже признаки, вредные для особи, но, конечно, в том только случае, если они приносят пользу целой общине.

Хотя Дарвин признает естественный подбор (вместе с половым подбором) «важнейшим средством для изменения жизненных форм», но он сам считает его не исключительным фактором произведения видов. Таким образом, с его точки зрения, могут быть случаи изменения органов, не объяснимые ни прямым действием естественного подбора, ни половым подбором. В этом отношении на первый план должны быть поставлены явления *соотношения частей*, о которых уже было упомянуто при указании на изменения домашних животных. В силу закона соотношения некоторые органы могут находиться в такой зависимости друг от друга, что если один из них изменится под влиянием естественного подбора, то другой в свою очередь изменится, хотя бы это и не приносило непосредственной выгоды организму. Такое соотношение наблюдается очень часто между так называемыми гомологичными, соответствующими органами. Так, например, изменение передних конечностей может, по закону соотношения, влиять на задние, и наоборот. Подобным же образом находятся во взаимной зависимости различные придатки кожи, например, волоса, рога, копыта, перья и пр. Было замечено, например, что увеличение числа рогов у баранов находится в соотношении с грубостью шерсти, что неполное развитие волос связано с неполнозубостью и т. д. По мнению Дарвина, соотношение между частями может быть более скрытым, как, например, в случаях, когда органы молодого животного или личинки обусловливают соотносительные изменения у взрослой формы. Таким образом, Дарвин считает возможным объяснить этим путем образование признаков у насекомых, которые необъяснимы ни помощью естественного, ни полового подбора.

Немаловажное значение в деле изменения организации Дарвин приписывает употреблению и неупотреблению органов. Фактор этот, составивший, как известно, один из основных

принципов теории Ламарка, отодвинут Дарвином на несравненно более дальний план и оставлен им для объяснения некоторых случаев, к которым не может быть приложена теория подбора. Исходным пунктом служит наблюдение, что употребление увеличивает, а неупотребление уменьшает данный орган (основной принцип всякой гимнастики), а также то, что результаты эти способны к наследственной передаче. При этих условиях легко понять, что какой-либо орган, сделавшись ненужным для данного существа, атрофируется от неупотребления в течение ряда поколений. С этой точки зрения объясняется слепота многих подземных животных, у которых хотя и существуют глаза, но недоразвитые и неспособные видеть. К этой же категории явлений относится отсутствие способности летать у некоторых птиц и насекомых, приобревших это свойство постепенно, вследствие продолжительного неупотребления. Принцип неупотребления особенно важен потому, что с его помощью объясняется присутствие рудиментарных, не исполняющих никакой роли органов. В настоящее время уже никто не сомневается в присутствии таких частей, которые, не совершая никакого отправления, служат лучшими указателями систематического родства организмов. Так, например, рудиментарные крылья у некоторых птиц, жуков и бабочек указывают на то, что эти животные имели родоначальников, снабженных вполне развитыми и годными к употреблению крыльями и т. д.

Некоторую роль в деле изменения организмов и образования видов Дарвин приписывает непосредственному влиянию внешних условий. В этом отношении он резко расходится со многими из прежних теорий трансформизма, которые ставили этот фактор изменения на первый план. В пользу своего воззрения Дарвин ссылается на случаи нахождения многих видов и даже разновидностей при очень различных внешних условиях, например, в различных климатах; на то же указывает общее правило, что изменения организмов гораздо более зависят от их внутренних, природных свойств, нежели от особенностей внешней обстановки. Несмотря, однакоже, на то, что в общем внешние влияния не-

посредственно очень слабо действуют на изменение организации, в некоторых случаях они могут производить замечательные видоизменения. В этом отношении особенно интересны примеры действия некоторых веществ на изменение цвета. Так, например, обыкновенный бразильский зеленый попугай от принятия в пищу жира некоторых сомообразных рыб получает яркокрасные и желтые перья. Южноамериканские индийцы для получения яркожелтых перьев впрыскивают под кожу многих птиц молочный сок, выделяемый из кожи одной маленькой жабы, и т. д.[46]

Итак, Дарвин отнюдь не доказывает, что естественный подбор объяснял решительно все видовые особенности организмов, хотя и считает, что он есть главнейший деятель при произведении видов. Следовательно, против дарвинизма могут быть приведены только такие случаи, которые не объяснимы ни путем подбора, ни действием закона соотношения, ни помощью закона употребления или неупотребления органов, ни, наконец, путем непосредственного влияния внешних условий.

С помощью своих основных принципов Дарвин объясняет множество фактов, замеченных в природе и до него остававшихся необъясненными. Мы уже видели, каким светом освещает он случаи нахождения рудиментарных органов, совершенно непонятных без помощи теории трансформизма. Такие крупные результаты, как, например, прогрессивный ход организации и специализирование ее у различных форм, он сводит к действию естественного подбора и других второстепенных агентов изменяемости видов. С той же точки зрения им объясняется много фактов, замеченных геологами, например, исчезновение множества форм и то, что исчезнувшие формы более никогда не появляются снова.

Мы знаем уже из исторического очерка, что еще Бюффон приложил теорию трансформизма к объяснению фактов географического распределения организмов на земной поверхности. Дарвин идет еще дальше в том же направлении. Исходя из того принципа, что, по его теории, каждый вид мог получить начало

в одном только пункте земного шара, он принимает распространение от этого основного центра во все другие пункты местонахождения того же вида. Отсюда вытекает, что чем больше будет данное существо снабжено средствами переселения, тем легче оно может преодолевать естественные препятствия миграции, и наоборот. С этой точки зрения легко объясняются такие факты, как, например, присутствие птиц и летучих мышей и отсутствие других сухопутных млекопитающих на удаленных от материка островах, так же точно как и тот общий факт, что такие острова вообще бедны видами, но зато имеют сравнительно большое количество эндемических, им одним свойственных видов.

Морфологическое, или систематическое, родство между большими и малыми группами, принимаемыми в классификации, сводится по теории Дарвина (равно как и по всякой другой теории трансформизма) к кровному родству. С этой точки зрения виды одного рода будут потомками общего родоначальника, обладавшего свойствами рода, так же точно как и роды одного семейства будут иметь в свою очередь одного общего предка и т. д. Следы такого происхождения сохраняются во время развития особи из яйца, а также (как было сказано выше) в рудиментарных, бесполезных с физиологической точки зрения органах. С давних пор известно, что близкие животные несравненно более сходны друг с другом в зародышевом состоянии, нежели во взрослом. Так, например, зародыши птиц, пресмыкающихся и млекопитающих на некоторых стадиях развития до того похожи друг на друга, что их почти невозможно отличить. Факт этот, указывающий на общее происхождение этих позвоночных, объясняется, по мнению Дарвина, тем, что отличительные признаки более мелких групп, например, признаки отряда, рода, вида, появились уже на взрослых животных и в силу основного закона наследственности передались соответствующему возрасту. На основании того же закона многие второстепенные признаки, например, наклонность к известной болезни передается молодому поколению в том же возрасте, когда болезнь или наклонность к ней обнаружились у отца или матери.

С помощью своей теории Дарвин не только объясняет целый ряд разнородных явлений, но и устраняет возражения, которые были сделаны против всякой попытки объяснить образование видов путем преемственного происхождения. Подробный анализ фактов убедил его в том, что принятое школою строгое отделение понятия о виде от разновидности не соответствует действительности, что, напротив, на последнюю нужно смотреть только как на начальную ступень вида и что все отличия между обоими имеют только относительное, количественное значение. Отсутствие переходных ступеней между видами, на которое во все времена напирали противники трансформизма, объясняется, по мнению Дарвина, быстрым вымиранием их, так как они всегда оказываются более слабыми в борьбе за существование, нежели более резко отличающиеся формы. Отсутствие же переходных форм между ископаемыми остатками не может иметь силы доказательства вследствие неполноты геологических документов.

Прочность некоторых форм, например, тождество видов, изображенных на древнеегипетских памятниках, с ныне живущими, факт, которому придавал такое важное значение Кювье и вся школа противников трансформизма, теряет в глазах Дарвина всякое значение. Естественный подбор отнюдь не имеет стремления во что бы то ни стало изменять виды; он, напротив, нередко влияет прямо противоположным образом, устраняя всякие изменения и сохраняя основную форму. Следовательно, нет ничего удивительного не только в том, что некоторые животные не изменились в течение нескольких немногих тысячелетий, но даже и в том, что многие формы сохранились без всяких перемен от эпохи, предшествовавшей появлению человека и даже еще более древней.[47]



VI

Очерк последарвиновских теорий трансформизма.— Теория разнородного произрождения. — Теория прогрессивного развития и теория изменения в определенном направлении.— Теория внезапных изменений.— Теория миграции и разобщения.

Учение, главные основы которого мы излагали до сих пор, распространилось с чрезвычайной быстротою не только в Англии, но также и на всем материке Европы. Одной из причин такого быстрого успеха следует считать то, что умы уже были заранее подготовлены к принятию нового учения, так как направление Кювье и И. Мюллера способно было только задержать, придушить на время развитие трансформических идей, но не заглушить их окончательно. Ученые, которые во время господства положительной школы боялись высказаться или выражали свои мысли сдержанными намеками, после появления книги Дарвина смело подняли голову и перешли в лагерь трансформистов. Таким образом, в течение самого непродолжительного времени совершился резкий переход к трансформизму, который, благодаря научности и всесторонности трактата «О происхождении видов», стал проникать во все отрасли науки об организмах. Возражения, приведенные против теории преемственного образования видов, исходившие большею частью из лагеря отсталых, устаревших людей, не были в состоянии удержать направления, тем более, что некоторые и притом наиболее жестокие нападки, как, например, со стороны знаменитого американского натуралиста (швей-

царца) Агасси, поддерживались далеко не научными доводами.[48]

Но в то время как общая идея трансформизма ожила и привилась с такою быстротою, частный вид ее, названный дарвинизмом, или теория естественного подбора, сделалась далеко не в такой степени общепринятой. С разных сторон стали появляться попытки объяснить иным путем образование видовых отличий, которые не могли быть вполне связаны с теорией подбора. Таким образом возникло несколько новых теорий трансформизма, с которыми я теперь и намерен познакомить читателя.

Первою по времени (в 1864 г.) явилась так называемая *теория разнородного произрождения* (Theorie der heterogenen Zeugung), принадлежащая Кёлликеру, одному из крупных авторитетов по части микроскопической анатомии и морфологии животных вообще. Основной принцип этой теории заключается в положении, что «все организмы обладают возможностью изменения под влиянием внутренних причин», которое обнаруживается или не обнаруживается, смотря по обстоятельствам. Мысль эта есть обобщение того обыденного явления, что организмы заключают в себе известное стремление роста, вследствие чего они достигают определенных размеров, определенного возраста и определенной формы. Таким образом, подобно тому как данное животное, например человек, может в силу своих внутренних свойств достигнуть известного старческого возраста и получить старческую наружность (хотя он очень часто и не доживает до старости), подобно тому и вид заключает в себе присущую ему внутреннюю способность изменяться определенным образом, хотя он под влиянием обстоятельств может и сохранить свою прежнюю форму. Воззрение свое Кёлликер резюмирует следующим образом: «С первым возникновением органической материи и организмов был дан уже целый ряд возможностей, potentia; развитие же в частности определили различные внешние моменты, которые придали ему и известный определенный отпечаток».

Самое изменение совершается, по мнению Кёлликера, не только путем медленного накопления мелких индивидуальных особенностей, но еще и посредством внезапных и притом резких превращений. Этому второму способу Кёлликер приписывает особенно важное значение, так как с помощью его он устраняет необходимость переходных форм, отсутствие которых всегда составляло камень преткновения трансформистов. Процесс внезапного образования новых видов Кёлликер старается уяснить посредством явлений превращения у насекомых или перемежающегося размножения у многих низших животных. Подобно тому, как, например, гусеница несравненно менее похожа на выходящую из нее бабочку, чем на другой вид гусеницы, и многие виды несравненно менее сходны с своим непосредственным родоначальником, чем с другими, неродственными формами. При так называемом перемежающемся размножении одно животное может посредством почкования произвести другое, в высшей степени на него непохожее, например, гидрополип может произвести медузу путем очень короткого процесса. На основании простого сходства взрослых форм никогда нельзя бы было предсказать подобного результата, который, однакоже, составляет явление, очень распространенное в природе. Таким образом, Кёлликер допускает, что многие виды могли произойти путем такого разнородного произрождения, причем явление всегда совершалось резко и быстро.

Подобно Э. Ж. С.-Илеру, который может быть признан во многих отношениях предшественником Кёлликера, последний относит все существенные процессы изменения видов к зародышевому или личиночному состоянию. В подтверждение этого он ссылается на факты истории развития, которые показывают, что все главные органы появляются у зародыша на очень ранних стадиях развития.

Ввиду возможности происхождения видов от очень резко отличающихся форм, Кёлликер приходит к заключению, что генеалогия организмов должна быть несравненно более сложной и запутанной, нежели как она представляется в теории

Дарвина. Прежде всего он допускает, что уже с самого начала существования организмов на земле могло появиться независимо друг от друга несколько различных форм, из которых каждая могла дать начало целому ряду новых существ. При этом нет надобности думать, чтобы все эти виды необходимо были существенно друг от друга отличны; напротив, очень возможно, что одинаковое существо могло явиться в результате изменения двух несходных предков. С помощью этой гипотезы Кёлликер старался объяснить некоторые факты географического распространения организмов, как, например, нахождение многих существ на очень отдаленных островах, куда они не могли попасть путем простой миграции.

Следует заметить, что вся теория разнородного произрождения построена исключительно дедуктивным образом. Факты, приводимые Кёлликером, как, например, случаи превращения, перемежающегося размножения и пр., служат у него только для установления аналогий. Критика заметила это отсутствие прочных оснований и потому признала справедливость только некоторых положений его теории. Она нашла возможность принять внезапное происхождение форм, но только в ограниченном смысле и в случаях, выходящих из общего правила. Она совершенно отвергла генеалогическую сложность, принимаемую Кёлликером, тем более, что географические факты, которые он старается объяснить, гораздо проще вяжутся с теорией однородного происхождения, т. е. с теорией, по которой родственные между собою организмы необходимо связаны общим происхождением от одного родоначальника.

Всего большее сочувствие встретила мысль Кёлликера о присущей организмам внутренней изменяющей способности. В этом отношении он сошелся со многими другими новейшими трансформистами, между которыми первое место бесспорно занимает Нэгели (профессор ботаники в Мюнхене). Занимаясь в течение многих лет научной разработкой вопроса о происхождении видов, он представил целый ряд фактов и соображений, имеющих особенную цену.

Еще в 1865 г. Нэгели высказал убеждение, что «образование более или менее постоянных разновидностей, или рас, не составляет следствия и выражения внешних деятелей, но определяется внутренними причинами». Под последними он разумеет вообще всю сумму явлений, представляемых организмом, включая сюда и результаты внешних условий, действовавших и на его предков. Признавая, подобно Кёлликеру, присущую организмам внутреннюю способность изменяться, Нэгели идет дальше и пытается несколько ближе определить ее. Он утверждает, что «индивидуальные изменения совершаются не неопределенно, не равномерно во все стороны, но по преимуществу в определенном направлении вверх, стремясь к усложнению организации». Таким образом, он устанавливает, подобно Ламарку, *теорию прогрессивного развития*, «которая ведет к заключению, что развитие органических царств не неопределенно блуждает, подчиняясь только законам пользы в борьбе, или способности к жизни, но что оно совершается по определенному плану. Для этого нет надобности ни в каком руководящем сверхъестественном влиянии. Подобно тому как из яйцевой клеточки, в силу свойственного ей химического и физического сложения, развивается существо только одного вида, таким же образом и в одноклеточных, происшедших путем произвольного зарождения организмах заключена возможность только тех рядов изменений, которые представляют нам царства растений и животных».

К подобному выводу Нэгели был приведен невозможностью объяснить все явления усложнения организации посредством одной теории подбора. Он признает, что естественный подбор должен был значительно повлиять на физиологическую сторону организма и содействовать изменению органов ради определенного отправления. «У растений, — говорит он, — одна и та же физиологическая роль может быть выполняема совершенно различными органами; даже у близких между собою растений один и тот же орган может выполнять всевозможные физиологические отправления». Вследствие этого естественный под-

бор у растений относится совершенно безразлично к различным, чисто морфологическим, сторонам организма, которые сохраняют тем не менее необыкновенное постоянство и прочность. К числу таких особенностей нужно отнести топографическое отношение и распределение клеточек и органов растения.

Признавая, таким образом, что существенные морфологические основы растений не могли произойти путем подбора, Нэгели сводит их все к действию присущего организмам стремления к прогрессивному развитию. С этой точки зрения существование многочисленных низших организмов представляется в высшей степени парадоксальным. В самом деле, как же согласить такое постоянство столь многих форм с присутствием у них неисчерпаемого источника изменений, действующего даже в том случае, когда организм вполне приспособился к окружающей среде? Чтобы выйти из этого затруднения, Нэгели прибегает к гипотезе произвольного зарождения. Он утверждает, что этим путем образовались как первые низшие организмы на земле, от которых произошли высшие из ныне живущих представителей обоих царств, так и соответствующие низшие организмы последующих эпох, включая сюда и современную. Таким образом, существование на земле живых существ самых различных ступеней развития объясняется происхождением их через аналогическое изменение низших одноклеточных организмов, появлявшихся в различные геологические периоды. «С точки зрения этой теории,— говорит Нэгели,— из ныне живущих растений по крайней мере часть явнобрачных произошла от впервые возникших одноклеточных растений; сосудистые тайнобрачные произошли от растений, появившихся несравненно позже; мхи, лишаи, водоросли имеют еще более позднее происхождение. Хотя растительное царство в своем нынешнем виде и представляет восходящие ряды, но эти ряды не истинно генеалогические, а только различной высоты концы аналогических рядов».

Нет надобности входить в подробный критический разбор этой теории для того, чтобы видеть, что она построена на

чрезвычайно шатких основаниях. В пользу одной, самой по себе уже смелой гипотезы приводятся не прочные научные доводы, а другая, еще более смелая и притом резко противоречащая фактам гипотеза. Против нее прямо говорят примеры существования неизмененных видов в течение нескольких геологических эпох, например: одной корненожки (Globigerina bulloides), дошедшей до нас со времен меловой формации, одной из низших инфузорий (Peridinium monas), жившей во время каменноугольной формации и живущей по настоящее время, некоторых брахиопод и пр. Предположить, чтобы в столь различные времена путем произвольного зарождения могли образоваться одни и те же виды, нет ни малейшего основания, и сам Нэгели не делает этого, так как он принимает, что этим способом получались в различные времена сходные аналогичные формы, но отнюдь не тождественные.

Итак, Нэгели, подобно Ламарку, признает два основных фактора, обусловливающих изменение живых форм. Наиболее существенным оба они считают прогрессивное развитие; что же касается другого фактора, то они расходятся в том отношении, что Ламарк принимает усиленное упражнение органов, тогда как Нэгели останавливается на естественном подборе. Результат действия обоих факторов Нэгели представляет себе следующим образом: «принцип полезности (или естественный подбор) имеет влияние на образование физиологических, а принцип прогрессивного развития (или совершенствования) — на развитие морфологических особенностей. Первый ведет в большинстве случаев к образованию рас и видов путем накопления мелких, незаметных уклонений. Второй принцип по свойству своей природы влияет больше путем резких, внезапных переходов, так как между многими морфологическими типами, по крайней мере в растительном царстве, переходные ступени немыслимы и невозможны».

Теория Нэгели в общих чертах встретила сочувствие среди германских ботаников, которые склонились в пользу воззрения, что естественный подбор объясняет только некоторые сто-

роны вопроса, тогда как существенный пункт, именно образование форменных, систематически важных признаков, не может быть понят иначе, как при помощи особенного внутреннего стремления растений к изменению. Из последователей этой теории особенно выдался Аскенази, написавший целый трактат, посвященный подтверждению и дальнейшему развитию основных принципов Нэгели.

Аскенази исходит из того положения, что естественный подбор, как думает и сам Дарвин, не вызывает и не производит новых изменений, а только делает выбор между существующими, уже готовыми индивидуальными отличиями. Ввиду этого вопрос о присущей организмам способности изменяться необходимо выдвигается на первый план, и тут прежде всего возникает вопрос: способны ли живые существа изменяться безразлично во всех направлениях, как того требует теория Дарвина, или же изменчивость сáма подчиняется какому-нибудь общему закону? По отношению, например, к окраске цветов, по теории Дарвина, каждое растение должно бы было, поскольку оно вообще изменчиво, производить разновидности всевозможных цветов. «Нет надобности, однакоже, — говорит Аскенази, — указывать на отдельные случаи, чтобы заметить, что изменение цветов совершается иначе. Только немногие, разводимые ради цветов растения обнаруживают очень большую изменчивость окраски, большинство же предпочитает один или несколько цветов; ни голубой розы, ни голубого ландыша до сих пор еще никто не находил, несмотря на то, что подобные уклонения были бы наверно замечены садоводами. Совершенно подобным же образом относятся изменяющиеся растения в деле формы их листьев и цветов. В то время как многие растения с цельнокрайними листьями нередко производят разновидности с более или менее разделенными листьями, у других растений подобные уклонения немыслимы. Никто не станет ждать, чтобы злак произвел разновидность с раздельными листьями».* Ввиду

* Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre, Leipzig, 1872, стр. 7.

подобных фактов, Аскенази приходит к убеждению, что изменяемость никогда не может быть всесторонней, но что она непременно совершается в известном, *определенном направлении*. Относительно последнего он примыкает к Ламарку и Нэгели и становится в защиту воззрения, что направление изменяемости совершается по пути прогрессивного развития, т. е. усложнения организации. Этим, однакоже, не ограничивается роль момента, определяющего направление изменяемости. Кроме стремления вверх, кроме усложнения, организмы при своих изменениях представляют еще расхождение в стороны, и это последнее также зависит от основных принципов изменчивости.

Приписывая в деле образования видов существенную роль своему принципу *изменяемости в определенном направлении*, или, что почти то же, стремлению к прогрессивному развитию, Аскенази, подобно Нэгели и некоторым другим трансформистам, считает нужным значительно ограничить значение естественного подбора. В этом отношении он повторяет, только с большею силою, основные аргументы Нэгели. «Везде, начиная с семейств и кончая разновидностями, существенными отличительными чертами являются морфологические, для жизни растения, для его борьбы за существование безразличные признаки». «Физиологические приспособления,— говорит далее Аскенази,— свойства, посредством которых определенный морфологический орган оказывается способным выполнять полезную для жизни растения работу, образуют очень важную и необходимую долю общего характера растений, но они *не находятся ни в какой связи с естественной группировкой различных особей, т. е. с естественной системой*» (l. c., 37). Таким образом, столь важная в физиологическом отношении способность виться встречается у явнобрачных из самых различных групп и даже у папоротниковых. То же самое может быть замечено и относительно многих других важных в борьбе за существование признаков, например, относительно различных приспособлений ствола, цветов, семян и пр.

Будучи прав в общих чертах, т. е. в том пункте, что физиологически важные приспособления не необходимо связаны с морфологически существенными сторонами, Аскенази, однакоже, не может иметь никакой претензии на основательное опровержение двух основных пунктов теории Дарвина, именно положений, что естественный подбор по своему существу ведет к совершенствованию организации и расхождению признаков. Ни Нэгели, ни Аскенази нигде не представили даже простой попытки указать на реальное отношение естественного подбора к основному закону изменяемости. Они удовлетворились тем, что, показав невозможность объяснить всю сумму явлений, представляемых морфологической стороной растения, при помощи одной теории естественного подбора, они (забыв даже о существовании у Дарвина принципа соотношения частей) прямо перешли в противоположную крайность и выдвинули на первый план момент изменения в прогрессивном или вообще в определенном направлении. Вот на какую точку зрения становится, например, Аскенази: «...определенно направленная изменяемость, — говорит он, — есть истинная причина происхождения естественных групп, или по крайней мере она в этом деле выполнила главную роль; только она одна в состоянии объяснить значительное большинство характеристических признаков этих групп» (l. c., 39).

Отодвигая на задний план принцип естественного подбора, Аскенази не считает, однакоже, его действие ничтожным и отводит ему определенное поприще, как видно из следующих слов: «отношение естественного подбора к изменяемости мы можем себе представить следующим образом. С одной стороны, мы видим организмы с их постоянными свойствами и с определенно направленной видоизменяемостью, с другой же стороны — внешние условия жизни. Оба, как организмы, так и их жизненные условия, изменяются и притом независимо друг от друга. Естественный подбор является между ними посредником, собирая и комбинируя колеблющиеся бесцельные изменения, и таким образом дает различным организмам род

внешней оболочки, посредством которой они применяются к внешним условиям» (l. c., 48).

Из числа зоологов в пользу принципов теории прогрессивного развития и вообще в пользу определенно направленной изменяемости высказался Вейсман, пришедший независимо от вышеназванных авторов к убеждению, что в деле вопроса о происхождении видов природа и законы изменяемости организмов выступают на первый план. Подобно Кёлликеру, Нэгели, Аскенази и др., Вейсман полагает, что живым существам присуща способность изменяться, — способность, подчиненная своим особым правилам и не необходимо связанная с естественным подбором. Он думает, сходясь в этом отношении с Аскенази, что способность эта проявляется периодически, что вслед за периодом значительной изменяемости данного вида наступает период постоянства и что этим свойством можно объяснить случаи, когда данное существо обнаруживает большую изменчивость, несмотря на то, что она оказывается бесполезною с точки зрения борьбы за существование и естественного подбора.

Вейсман высказывается также и в пользу применения закона прогрессивного развития к животному царству, так как естественный подбор оказывается недостаточным для объяснения перехода от несовершенных к совершенным, т. е. более сложно организованным животным. Он думает, что с помощью одного естественного подбора легче притти к противоположному результату, т. е. объяснить упрощение организации, как это в самом деле и сделал анонимный автор сатиры: «О слиянии видов посредством естественного подбора». В этой брошюре (изданной в 1872 г. в Ганновере) проводится мысль, что обособление органов несравненно менее выгодно в борьбе за существование, чем слияние их в нечто среднее, что, следовательно, существо менее специализированное должно быть покровительствуемо естественным подбором перед организмами, наиболее приспособленными к данной частной обстановке. Таким образом, всеядное существо имеет больше шансов на продолжительное существование, чем конкурент его, способный только

к принятию одного сорта пищи; существо, способное к жизни в воде и на суше, будет также одолевать в борьбе другое существо, необходимо привязанное только к одной из этих сред, и т. п. Другой принцип анонимного автора, выставляемый им против Дарвина, состоит в том, что естественный подбор должен вести не к усложнению, а к упрощению организации, так как низшие, наиболее простые организмы суть в то же время и наиболее распространенные, т. е. наиболее сильные. Вооружившись этими двумя принципами, автор брошюры, переходя все более и более от серьезного к смешному, описывает постепенное упрощение организации под влиянием естественного подбора, переход от человека к обезьяне, от высших животных к низшим и т. д. Аргументация анонимного автора настолько повлияла на Вейсмана, что он видит в ней «доказательство, в какой степени основательна производимая теперь реформа первоначальной теории Дарвина; в какой степени необходимо *рядом* или даже *впереди* принципа естественного подбора поставить еще *принцип развития*, принцип не «безграничной», а «ограниченной» изменяемости, или «определенно направленной изменяемости», по теории Аскенази. С той минуты, как мы согласимся с этим, сделается невозможным подобное извращение целой теории, как то, которое сделал анонимный автор. Развитие по направлению вверх должно быть признано данным. так что деятельность естественного подбора будет ограничиваться не только ею самой, но и природой каждого вида, изменчивой лишь в известных направлениях, но постоянной — в других».*[49]

Не предрешая покамест сущности вопроса, нельзя, однакоже, не сделать теперь же замечания, что аргументы анонимного автора далеко не ведут к столь серьезным выводам, как те, которые делает из них Вейсман. Естественный подбор, по мнению Дарвина, ведет в большинстве случаев к усложнению, т. е. прогрессированию организации, но он не обязан делать

* См. Archiv für Anthropologie, 1873, стр. 134.

этого всегда, как это, например, можно требовать от теории прогрессивного развития Нэгели. Есть случаи, где естественный подбор устраняет сложную организацию и ведет к упрощению. Это так называемые случаи возвратного развития, которые приводит Дарвин против теории Нэгели, указывая в то же время на то, что они легко объяснимы с точки зрения теории естественного подбора. Анонимный автор сатиры исходит из возможности подобных случаев регресса и затем возводит их в общее правило. Утверждая, что средние, наименее специализированные формы более выгодно обставлены с точки зрения борьбы за существование, чем более крайние и более специально приспособленные виды, он забывает, однакоже, доказать, что так должно быть во всех или по крайней мере в большинстве случаев борьбы. Утверждая далее, что низшие формы более сильны в борьбе, чем высшие, он тоже забывает сказать, что это бывает в некоторых случаях, в других же имеет место противоположное. Вообще все у анонимного автора сводится к одностороннему преувеличению верных принципов и как таковое не может служить для серьезных выводов науки о происхождении видов.

Из всего вышесказанного легко усмотреть, что в Германии слагается целая школа трансформистов, которые, признавая за естественным подбором некоторую роль в деле образования видов, выдвигают на первый план принцип внутреннего стремления к развитию, понимая под ним главным образом принцип прогрессивного развития. Этот последний служит, по мнению этой школы «прогрессистов», для образования морфологических признаков, лежащих в основании классификации, следовательно, наиболее важных с точки зрения систематики, тогда как естественный подбор влияет исключительно на физиологические свойства, имеющие первостепенное значение в деле борьбы за существование. Что касается критической стороны, то названная школа несравненно более сделала в этом отношении, чем в деле положительного установления нового принципа. Она если не доказала, то по крайней мере навела на мысль,

что естественный подбор действует на сторону физиологическую, исключительно имеющую значение в деле борьбы за существование, почти вовсе не трогая форменных признаков. Она, кроме того, обратила внимание на природу изменяемости и доказала, что игнорирование этой стороны вопроса ведет к существенным недоразумениям. Но в деле более глубокого исследования школа эта установила только, что изменяемость не может совершаться во *всевозможных* направлениях; она не пошла дальше этого: она не доказала, чтобы изменяемость имела только небольшое количество путей, а еще менее того доказала, чтобы она совершалась только в одном, прогрессивном направлении.

Из представителей этой (или аналогической) школы в Англии должен быть назван зоолог Майварт. Он стоит за трансформизм, но только не в форме, данной Дарвином и Уэллесом. Майварт утверждает, что виды изменяются под влиянием «внутренней силы или стремления», которая не может быть подвергнута дальнейшему анализу. Он сильно восстает против теории изменения путем накопления мелких индивидуальных признаков, выдвигая против нее общий принцип, что зачатки многих органов не могут принести никакой пользы в борьбе за существование, что в этом отношении могут иметь значение только уже вполне сформированные органы. Вследствие этого он считает необходимым прибегнуть к гипотезе резких и внезапных изменений, причем данный орган должен сразу появиться в годной к физиологическому отправлению форме. В подтверждение этого он ссылается на случаи резких изменений под влиянием новых условий, например, на быстрое образование шипов на раковине устриц, переселенных из северных морей в Средиземное, и пр.

Кроме Майварта, и многие другие авторы высказались против приложимости естественного подбора к объяснению случаев начального образования органов в зачаточном виде. В этом отношении было обращено особенное внимание на случаи охранительных цветов и форм. Известно много примеров между животными, где наружная окраска совершенно подходит к

цвету окружающих предметов; так, например, многие насекомые, ящерицы и др., живущие в песчаной местности, окрашены в песчано-желтый цвет, большинство животных, плавающих на поверхности моря, — прозрачны как вода и т. п. Еще более замечательны случаи так называемого подражания (mimicry), где данное животное представляется во многих отношениях поразительно сходным с каким-нибудь другим животным, обладающим каким-либо особенно выгодным признаком. Так, например, многие бабочки и мухи отличаются наружностью в высшей степени сходною с многими жалоносными перепончатокрылыми, например, со шмелем, пчелою, осою и т. д. Сходство это ограничивается не только одними наружными признаками, но распространяется и на многие привычки, например, на манеру летать, садиться и пр. Все эти явления были объяснены с точки зрения естественного подбора и приведены затем как очень веский аргумент в пользу действительности этого фактора. В самом деле, как охранительные цвета и формы, так и случаи подражания всего легче могут быть объяснены с помощью предположения, что эти признаки приносили обладавшим ими животным выгоду в борьбе за существование и потому удержались и усилились с помощью естественного подбора. Но тут является затруднение, на которое особенно напирают Майварт и другие. Как мог естественный подбор действовать на малейшие зачатки таких признаков, как, например, на ничтожнейшее начальное сходство какого-нибудь насекомого с листом растения или с другим, более выгодно одаренным насекомым? Дарвин дает на это следующий ответ. «Несомненно, — говорит он, — что данные насекомые в первоначальном виде представляли некоторое грубое и случайное сходство с каким-нибудь из окружающих предметов. В этом предположении не покажется ничего невероятного, если принять в соображение почти бесконечное число окружающих предметов и разнообразие форм и цветов у множества существующих насекомых». «Если предположить, что насекомое вначале было в некоторой степени случайно похоже на сухой лист или ветвь

и что оно незначительно изменилось во многих направлениях то все уклонения, делавшие его более похожим на такие предметы и потому более охранявшие его, должны были сохраняться, тогда как все другие изменения должны были исчезнуть бесследно». Не отрицая абсолютно возможности подобного процесса, нельзя, однакоже, не видеть некоторой натяжки в предложенном объяснении. Нужно думать, что если животное ради храны должно было приобрести поразительное, доходящ ее до мелочей, сходство с другим животным или неоживленным предметом, то враги его должны были обладать очень тонкой способностью различать предметы, как это в самом деле известно относительно многих насекомоядных птиц. В таком слу чае трудно допустить, чтобы насекомому приносило пользу «грубое» сходство, которое могло бы ввести в заблуждение разве только врага с очень слабо развитой способностью зрения и распознавания предметов вообще. Если же и такое грубое сходство охраняло насекомого от враждебных взоров, то для чего же тогда приобретение более мелочного сходства? Для того, чтобы выйти из этого затруднения, остается прибегнуть к предположению, что насекомому приходилось в разные времена иметь дело с различными врагами (сначала с менее зрячим, а потом все более тонко развитым) или же что по мере приобретения насекомым все более и более подробных охранительных признаков изощрялась и способность врага распознавать предметы. Но, быть может, дело могло обойтись и без подобного усложнения, если в самом деле принять, что признаки не должны необходимо образоваться постепенно и могут в иных случаях являться вдруг в более или менее пригодной к отправлению форме. Всего легче признать такой способ по отношению к цвету, который, как известно, может изменяться очень резко. Некоторые данные об этом вопросе будут сообщены в следующей главе.

Чувствуя, по всей вероятности, что объяснение новообразования органов путем медленного подбора наталкивается на затруднения и требует натяжек, Дарвин высказал мысль,

приложимую ко многим случаям. Он говорит, что «орган, сделавшийся вследствие перемены внешних условий бесполезным или вредным для одного назначения, может измениться и сделаться пригодным для других отправлений». Таким образом, новая роль, важная в борьбе за существование, может выполняться прежде образовавшимся, следовательно, развитым органом, причем естественный подбор должен только приспособить его к новой роли, что, очевидно, гораздо легче, чем образовать целый новый орган путем накопления индивидуальных признаков. Мысль эта легла в основание соображений одного зоолога-теоретика, Дорна, который построил на ней свой принцип «перемены отправления» (Functions-Wechsel), изложенный в недавно появившейся брошюре о происхождении позвоночных.[50]

В то время как трансформисты из школы «прогрессистов» основывают свою противодарвиновскую точку зрения на выдвигании на первый план законов изменяемости, недостаточно принятых в соображение Дарвином, другой основатель раскола в среде трансформистов, Мориц Вагнер, напирает главным образом на момент уединения подбираемых особей. Сравнивая процесс образования видов в природе с употребляемым сельскими хозяевами искусственным подбором, Дарвин пришел к установлению теории естественного подбора. В свободной природе он нашел те же основные моменты, которые необходимы и для произведения культурных пород, именно индивидуальную изменчивость, наследственность и подбор особей. По мнению М. Вагнера, он недостаточно обратил внимание только на принцип изолирования подбираемых особей. Сельский хозяин должен зорко следить за тем, чтобы отобранные им на завод неделимые не смешались с основной неизменной природой, иначе все его труды пропадут даром. Изолятор, принимаемый Дарвином в природе, т. е. естественный подбор особей, побеждающих в борьбе за существование, недостаточно силен для того, чтобы вполне устранить смешение (скрещивание) с неделимыми ос-

новной природы, т. е. с неизмененными побежденными особями. Вследствие этого скрещивание будет во всех случаях мешать подбору, где только не явится на подмогу изолирование, полное местное разобщение победителей от побежденных. Ввиду этих основных соображений, М. Вагнер пришел к следующему основному результату: «Закон миграции организмов (действующий в качестве изолятора) и естественный подбор несомненно находятся в тесной связи. Географическое распределение форм было бы непонятно без помощи теории Дарвина. С другой стороны, однакоже, и один подбор, без переселения организмов, т. е. без продолжительного изолирования отдельных особей от области распространения основного вида, не мог бы быть действителен. Оба явления находятся в тесном взаимодействии».*

В такой форме высказался сначала М. Вагнер; но потом,** несмотря на то, что ему возражали, что пространственное изолирование, составляя бесспорно важный момент в деле образования новых рас и видов, не может быть признано неизбежным фактором этого явления, он пошел еще далее и попытался совершенно оттеснить естественный подбор на задний план. Вместо дарвинизма он воздвигнул свою *теорию разобщения* (Separationstheorie), т. е. доведенный до крайности прежний его взгляд на роль изолирования в деле образования видов. По теории разобщения, миграция особей имеет, однакоже, не простое изолирующее влияние. По мнению М. Вагнера, вновь переселившиеся колонисты должны обнаруживать значительную изменчивость именно потому, что проявлению ее не будет препятствовать скрещивание с основным видом. Этот последний фактор служит вообще нивелирующим образом, уничтожая индивидуальные уклонения, т. е. подводя их к общей норме, характерной для данного вида. На этом основании немногочисленная колония эмигрантов должна представить довольно

* Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München, 1868, т. II, стр. 384.

** Там же, 1870, т. II, стр. 154—174.

пеструю группу, где каждая особь проявит беспрепятственно всю свою наклонность к изменчивости. В этом отношении помощницей является новая среда, в свою очередь влияющая на усиление изменений. Так должно продолжаться до тех пор, пока население эмигрировавшего вида не умножится в значительной степени. Когда же это случится, то скрещивание вступит в свою силу и сведет всю массу более или менее мелких уклонений к одному, приблизительно среднему уровню, который сделается характерным для одного, но уже нового вида. В деле этого процесса М. Вагнер уже совершенно устраняет влияние основных принципов Дарвина. Вот как он резюмирует свой общий взгляд на вопрос: «По теории разобщения, природа только периодически производит новые формы и притом всегда вне местожительства основного вида, путем географического изолирования и образования колонии. Без этого не может произойти в среде всех высших животных с раздельными полами ни постоянной разновидности, ни нового вида. Процесс образования новой формы не может совершаться в продолжение долгого времени» (l. с., 163), — обстоятельство, на которое напирает М. Вагнер как на преимущество его теории против дарвинизма, требующего очень длинных сроков и несовместного с отсутствием постепенных переходных форм.

Теория разобщения подверглась подробному разбору со стороны профессора Вейсмана, который старался показать, что М. Вагнер чересчур впал в крайность, утверждая, что без разобщения невозможно образование новых видов и что достаточно одного изолирования, для того чтобы совершился подобный процесс. В подтверждение Вейсман ссылается на случаи совместного нахождения нескольких очень близких друг к другу разновидностей, имеющих, очевидно, общее происхождение; с другой же стороны, он приводит примеры упорного и продолжительного разобщения, не поведшего, однакоже, к образованию новых видов или даже рас.

Не придавая, однакоже, моменту изолирования того крайнего значения, какое приписывает ему Мориц Вагнер, Вейсман

отводит ему немаловажную роль в деле изменения видов. Изолирование влияет на эмигрантов в двух отношениях: во-первых, оно устраняет скрещивание с особями основного вида и, во-вторых, оно ставит их (эмигрантов) в новые условия. Этого еще недостаточно для того, чтобы произвести новую форму. Поэтому-то многие постоянные виды нисколько не изменились, несмотря на свое полное разобщение в некоторых местах. Если же мигрируют особи вида, отличающегося непостоянством признаков, то изолирование необходимо должно повести к образованию местных разновидностей или даже видов. Ввиду этого Вейсман приходит к предположению, что в жизни каждого вида период изменчивости сменяется периодом постоянства, и устанавливает положение, что изолирование может повести к образованию новой формы «только в том случае, если переселение в уединенную область совершается во время периода изменчивости данного вида». Этим способом он объясняет происхождение не только местных разновидностей, но и так называемых викарных, т. е. заменяющих друг друга в двух областях видов.

Не следует думать, чтобы изолирование совершалось только в случаях переселения организма на большое пространство, например, на уединенный остров или скалу. Для этого достаточно, если переселенцы изберут себе какое-нибудь новое место, более или менее уединенное от частого проникновения неизмененных особей основного вида, которые бы путем скрещивания могли препятствовать образованию новой местной формы. Нередко даже различное время наступления половой зрелости у различных, близко живущих особей может влиять изолирующим образом и служить поводом к образованию новой расы.

Таковы главные нововведения, предложенные трансформистами различных оттенков для полнейшего уяснения вопроса о преемственном происхождении видов. Из сказанного легко усмотреть, что один принцип естественного подбора не может

удовлетворить всем требованиям. Не только трансформисты прогрессивной школы и последователи теории разобщения согласны в этом, но против этого не высказывается и сам Дарвин. Таким образом, возникает задача указать пределы влияния естественного подбора и определить роль других факторов видообразователей — задача в высшей степени важная, но в то же время и чрезвычайно сложная и трудная. В настоящее время она еще далека от своего разрешения, но и это не мешает работать в направлении к этой цели. Из предыдущего можно было убедиться в том, что до сих пор еще трудятся над установлением основных руководящих принципов; но под влиянием их должно возникнуть и уже отчасти возникло целое направление, имеющее своей задачей по возможности более всестороннее изучение фактической действительности с точки зрения вопроса об общих законах происхождения органических видов.

Поэтому и мне остается по возможности проследить роль основных моментов, участвующих в деле образования видов, познакомить читателя с добытыми до сих пор результатами фактических исследований, произведенных с точки зрения трансформизма, и, наконец, указать на то обширное поле изысканий, которое откроется для новых поколений натуралистов.



VII

Изменения культивированных пород.— Случаи внезапного появления расовых признаков.— Вопрос об отличии культивированных пород от видов в естественном состоянии.— Плодовитость и бесплодие при скрещивании.— Приложение результатов изменяемости домашних животных к вопросу о внезапном появлении расовых особенностей.

Из сказанного в историческом отделе этого очерка можно уже было усмотреть, какое значение всегда приписывалось трансформистами изменениям домашних животных и возделанных растений. Существа эти настолько изменчивы, образование новых рас совершается у них столь быстро и явно, что натуралисты невольно должны были обратиться к этой области для почерпания научных основ трансформизма. Таким образом, приверженцы теорий ограниченной и неограниченной изменяемости видов всегда ссылались на породы домашних животных как на существенный аргумент в их пользу. Не следует упускать из виду, однакоже, что и противники трансформизма находили свою главную опору именно в фактах, представляемых домашними животными. Из изучения последних и сравнения их с дикими животными были выведены понятия о виде и расе как о двух вещах совершенно противоположного характера. И в то время как трансформисты выдвигали на первый план поразительные примеры изменяемости домашних животных и указывали на то, что многие породы гораздо более отличаются друг от друга, чем соседние виды (иногда даже роды) диких животных, противники трансформизма отвечали, что все эти факты теряют свое значение ввиду того, что домашние

животные различных пород могут скрещиваться между собою и давать плодовитое потомство, тогда как существенная особенность видов заключается именно в том, что они или вовсе не могут скрещиваться, или же, скрещиваясь, производят бесплодных ублюдков. Возражение это в значительной степени содействовало успеху направления Кювье и сильно повредило развитию трансформизма. Когда теория эта стала возрождаться в новой форме, то вопрос о домашних породах, о различии вида и разновидности, о результатах скрещивания должен был сам собою выдвинуться на первый план. Отсюда понятно, что Дарвин, задумав заняться вопросом об изменяемости и общем происхождении видов, должен был разработать весь обширный вопрос о домашних породах и устранить возражение прежней школы. Как известно, он выполнил эту задачу блестящим образом, и его обширный трактат «Изменения животных и растений вследствие приручения» сделался главным пособием при изучении одомашненных пород с естественно-исторической точки зрения. Напротив того, Уэллес только слегка коснулся вопроса об изменении домашних пород и наскоро порешил, что «из наблюдения изменений домашних животных нельзя делать никаких выводов, применимых к разновидностям диких животных». Он остановился на результате, что «домашние животные абнормны, неправильны, искусственны; что они подвержены изменениям, которые никогда не встречаются и не могут встречаться в естественном состоянии». Легко видеть, что Уэллес прав только отчасти, но что вообще он впал в одностороннюю крайность. Справедливо, что выводы из фактов, представляемых домашними породами, не должны быть применяемы без строгого предварительного контроля к животным, находящимся в естественном состоянии, но нельзя согласиться с тем, чтобы домашние животные были настолько своеобразны, чтобы случение их не могло иметь никакого значения при решении общих вопросов об изменяемости и происхождении видов.

Интересно это разноречие в столь существенном пункте двух гениальных основателей теории естественного подбора

как пример различия научного характера обоих и как факт, поясняющий то преобладающее значение, которое получил в науке Дарвин сравнительно с Уэллесом.

Наша ближайшая задача будет заключаться в том, чтобы показать, какое отношение представляют факты из области домашних животных к вопросу об изменяемости видов вообще и к отдельным видам теории трансформизма в частности. При изложении я буду пользоваться исключительно материалом, собранным в вышеприведенном трактате Дарвина, без малейшей боязни быть введенным в заблуждение тенденциозностью автора. Добросовестность знаменитого натуралиста настолько же замечательна, как его гениальность и многосторонняя ученость.

Самый факт значительной изменяемости домашних животных сделался уже настолько общеизвестным, что приводить примеры в доказательство его нет никакой надобности. Важно указать только на то, что изменяемости подвержены не только породы, происшедшие от нескольких видов, но и животные, получившие свое начало от одного прародителя, как, например голуби, куры, кролики и пр.[51] В этих случаях изменчивость не может быть объясняема скрещиванием, а имеет, так сказать, произвольный, самостоятельный характер.

Но природная изменяемость составляет только один фактор образования новых пород. Если предоставить особи, обнаруживающие какой-нибудь новый признак, самим себе, то новой расы из них не получится, так как путем скрещивания с неизмененными особями новый признак в скорости совершенно стушуется и исчезнет. Для получения новых пород необходимо регулировать изменяемость особей, употребляя в дело искусственный подбор, т. е. выбирать измененные особи на завод и уединять их от неизмененных. Общий результат своих исследований об образовании домашних пород Дарвин высказывает в заключительной главе своего сочинения. «Некоторые породы,— говорит он,— сложились вследствие таких незаметных изменений, что если бы мы увидели всех их предков, то не могли бы сказать, где и как возникла порода, между тем как другие

породы возникли из резких полууродливых уклонений, впоследствии, может быть, и увеличившихся путем подбора. Насколько нам известно, скаковая лошадь, борзая, боевой петух и пр. произошли путем медленных улучшений, а относительно гонца и других пород голубя — это даже известно достоверно. С другой стороны, не подлежит сомнению, что анконовые и мошановые овцы, а по всей вероятности, и ниатский скот, такса, моська, лягавая, коротколицый турман, утки с крючковатым клювом и множество разновидностей растений возникли в том же виде, в каком мы их теперь видим».* Следует заметить, что в случаях первой категории основным расовым признаком является *усиление* какой-нибудь способности, присущей основному виду, т. е. что тут идет дело о *количественном изменении*. И скаковая лошадь, и лягавая, и боевой петух, и голубь-гонец представляются породами, у которых до крайности доведена способность всякой лошади, всякой собаки, петуха, голубя и пр. Достаточно поэтому подбора обыкновенных и постоянных индивидуальных признаков, не составляющих ни малейшего уклонения от нормы, для того чтобы образовать подобную породу. В этом отношении главным образом необходимы время и строгий подбор. Совершенно иной характер представляют расы другой категории, где на первый план выступает *качественное изменение*, т. е. внезапное появление новых форменных признаков. Приведем несколько случаев подобной изменяемости. Один из наиболее замечательных примеров представляет появление так называемых черноплечих павлинов. Порода эта, столь резко отличающаяся от обыкновенного павлина, что Склэтер, авторитет в орнитологии, отнес ее к особому виду, появляется внезапно в стаде обыкновенных павлинов. Дарвин собрал пять отдельных случаев подобного появления черноплечей породы, из которых особенно замечательны следующие два. Внезапное появление таких черноплечих индивидуумов было замечено «в стаде сэра Тревельяна, состоящем

* Прирученные животные и возделанные растения, т. II, 1868, стр. 445.

исключительно из обыкновенных павлинов, и в стаде м-ра Торнтона, состоящем из пестрых и пегих павлинов. Замечательно, что в двух последних случаях черноплечие павлины *размножились до такой степени, что уничтожили прежде существовавшую породу*» (Прируч. жив., I, 300).

Другой не менее замечательный пример представляет нам порода так называемых анконовых овец. Порода эта произошла от родившегося в 1791 г. ягненка с короткими кривыми ногами и длинной спиной. «Овцы эти,— говорит Дарвин (l. c., I, 104), — были замечательны по *прочной наследственности*, так что полковник Гумфри слышал всего только об одном, да и то сомнительном случае, что анконовый баран и овца произвели простого ягненка. При скрещивании с другими породами потомки, за весьма редкими исключениями, не принимают промежуточных признаков, но наследуют очень точно признаки одного из родителей, что замечено даже и на близнецах. Наконец, замечательно, что анконовые овцы в большом стаде или в загородке *постоянно отделялись от других овец*». Факт прочной наследственности у этой породы приобретает еще большее значение ввиду того, что у овец вообще новые признаки очень непрочны, вследствие чего, чтобы достигнуть однообразной изменчивости, необходим очень старательный подбор и изолирование подбираемых особей (l. c., 104).

К числу примеров внезапного появления новых (хотя и не отличительных для какой-нибудь расы) признаков мы можем отнести еще цитированный Дарвином случай образования длинных придатков на углах нижней челюсти у свиней. Натузиус утверждает, что эти отростки «являются иногда у всех долгоухих пород, не составляя, однакоже, строго наследственного признака, так, например, замечаются или отсутствуют у животных одного помета». Вслед за этой цитатой Дарвин делает следующее важное замечание: «Так как ни одна из известных нам диких свиней не представляет подобных придатков, то до сих пор мы не имеем никакого права предполагать, что придатки эти составляют признак возврата, и таким образом мы

должны принять, что *иногда вдруг могут появляться весьма сложные по строению, но бесполезные части, развившиеся без всякой помощи подбора»* (I, 79). Несмотря на бесполезность этого признака и, следовательно на независимость его как от естественного, так и от искусственного подбора, он, однакоже, встречается «весьма часто у свиней в Нормандии».

Сведения о происхождении других рас, которые Дарвин считает появившимися внезапно, как, например, ниатской породы рогатого скота, таксы и др., настолько неполны, что о них нет возможности сказать чего-либо положительного.

Теперь представляется вопрос: в какой степени приложимы выводы, добытые относительно домашних животных, к существам, живущим независимо от человека. Факт изменяемости диких животных не подлежит сомнению, хотя степень ее далеко меньше, чем у домашних, что, по мнению Дарвина, зависит от различия внешних условий. Последние более разнородны в быту домашних животных, чем в свободной природе, и к тому же домашние животные имеют еще источник изменяемости в улучшенном питании их организма, так как доказано, что избыток пищи усиливает изменяемость. Дерптский зоолог Георг Зейдлиц обратил еще внимание на то, что домашние животные, не подвергаясь влиянию естественного подбора, должны быть тем более изменчивы, что у них сохраняются всякие уклонения, как полезные, так и вредные, в то время как у животных в диком состоянии сохраняются только первые. Человек, сам заботясь об охранении своего стада от нападения хищных зверей, тем самым делает излишним подбор цвета, наиболее благоприятного для укрывательства от врагов; и в самом деле, мы видим, что под надзором человека живут породы, окрашенные в белый цвет, как, например, белые кролики и белые мыши, тогда как на свободе они очень скоро устраняются в силу невзгод, представляемых белым цветом в борьбе за существование. Из сказанного ясно, что при отсутствии в быту домашних животных столь важного фактора для устранения целого ряда изменений, как естественный подбор, самая изменчивость более сохраняет-

ся и накопляется. Ввиду этого вывода, было бы очень интересно изучить степень изменчивости у домашних животных, возвратившихся к свободному образу жизни, например, у кроликов на Порто-Санто или у коз на острове св. Елены и пр.

Несмотря на слабейшую степень, изменяемость тем не менее существует в природе, что доказывается множеством разновидностей и сомнительных видов. Естественно поэтому спросить, можно ли сделать сопоставление между естественными расами и видами и различными искусственными, культивированными породами. Тут возникает вопрос об отличии вида от разновидности, или расы — вопрос, на который так напирали противники трансформизма. Не видя возможности найти границу в морфологических признаках вида и разновидности, в силу чего и существует в науке столь много сомнительных видов, натуралисты обратились к физиологическим свойствам и установили догмат, что виды между собою не скрещиваются или же, скрещиваясь только в исключительных случаях, дают неплодовитое потомство. Догмат этот сделался исходной точкой и при определении вида, и при рассмотрении вопроса о постоянстве и изменяемости организмов. Противники трансформизма всегда настаивали на том, что домашние расы не могут объяснить общего происхождения видов, так как первые скрещиваются и дают по большей части очень плодовитое потомство, тогда как настоящие виды не представляют ни того, ни другого. Трансформисты, начиная с Бюффона, старались устранить это возражение приведением фактов, доказывающих способность к размножению ублюдков, полученных путем скрещивания двух отдельных видов. Сам Бюффон делал опыты над скрещиванием волчицы с кобелем и наблюдал плодовитость получившихся таким образом ублюдков. Кроме того, он и его последователи собрали ряд фактов, свидетельствующих в пользу того, что ублюдки некоторых ясно выраженных видов могут давать плодовитое потомство. Таким образом оказалось, что мулы иногда бывают способны к размножению и то же самое представляют

ублюдки от козла и овцы.[52] Наиболее резкий пример представляют в этом отношении ублюдки от зайца и самки кролика, которые более двадцати лет разводятся во Франции.[53] Эти факты были сильно выдвинуты вперед трансформистами как доказательство отсутствия границы между видом и разновидностью не только с морфологической, но и с физиологической точки зрения. Несмотря, однакоже, на все их значение, приведенные примеры могли убедить только в том, что выставленный школою догмат о неплодовитости скрещивания между видами не безусловен, что и из этого правила существуют исключения; они не могли ниспровергнуть самого догмата, который поэтому и держался, несмотря на все выставленные против него факты. Дарвин посмотрел на дело несравненно прямее и глубже, чем другие трансформисты. На основании нескольких примеров плодовитости ублюдков он не счел себя вправе отвергнуть общее правило о неплодовитости различных видов, так же точно как на основании отсутствия границ у многих видов он не сделал вывода, что вообще в природе не существует резко очерченных самостоятельных видов.

Признав за факт неплодовитость ублюдков между видами как общее правило, Дарвин стал искать причину этого явления и отношение его к другим сродным явлениям. Таким образом, он указал на аналогию неплодовитости ублюдков с неплодовитостью многих животных, перенесенных в новые условия существования. Известно, что перемена внешних условий всего сильнее отражается на половой деятельности и что нередко животные, очень хорошо приспособляющиеся лично к новой обстановке, оказываются или совершенно бесплодны, или же плодовитость их спускается на незначительный минимум. Так, например, очень многие животные зоологических садов, несмотря на обильную пищу и вообще хорошее содержание организма, никогда не размножаются в неволе, хотя сами и находятся в цветущем состоянии. Пертурбацию, совершающуюся в половой системе под влиянием резкой перемены внешних условий, Дарвин сравнивает с той, которая должна происходить

при скрещивании различных видов или их ублюдков. Аналогия эта усиливается еще тем, что слабое изменение условий существования действует благотворно на плодовитость, подобно скрещиванию особей одного вида, отличающихся друг от друга лишь незначительными признаками. Таким образом, Дарвин сопоставляет всем известный факт, что растения лучше прозябают в несколько измененном климате и на несколько иной почве, чем первоначальная, с фактом пользы, приносимой организму, если он скрещивается с не близко родственным ему неделимым. Истинной причины обеих категорий явлений в настоящее время найти нельзя, но несомненно, что половая система очень чувствительна ко всяким переменам и что при легких изменениях она оффицируется[54] благоприятно, тогда как при более резких переменах она становится недеятельной, вследствие чего и получается более или менее полная неплодовитость.

Ученые, возражавшие Дарвину, требовали от него доказательства существования случаев, где бы какие-нибудь две разновидности, заведомо происшедшие от одного корня, были или сами неплодовиты при скрещивании, или же давали неплодовитых ублюдков. Удовлетворить подобному требованию, по существу своему совершенно законному, было весьма нелегко. Домашние расы, как известно, очень плодовиты, и ублюдки их также отличаются большой плодовитостью. Относительно же существ, живущих в свободном состоянии, является существенное затруднение, заключающееся в том, что ученые, следуя школьному определению, считают разновидностями только такие группы, которые именно или вовсе неплодовиты при скрещивании, или же при плодовитости их самих дают неплодовитых ублюдков. Таким образом, в ответ на всякий случай неплодовитого скрещивания свободно живущих разновидностей школьные ученые ответили бы, что тут идет речь не о разновидностях, а о двух отдельных видах. Для того чтобы по возможности пролить свет на этот трудный, но весьма важный вопрос, тесно связанный с судьбами трансформизма, Дарвин обратился к изучению диморфных и триморфных растений. Под этим

названием разумеют такие виды растений, которые могут появляться в нескольких формах, отличающихся друг от друга только лишь изменениями в устройстве цветка. Так, например, у одной формы цветок имеет короткий пестик и длинные тычинки; другой, наоборот,— длинный пестик и короткие тычинки. При триморфизме дело еще сложнее, так как тут появляются три различные формы цветка. Исследования Дарвина показали, что скрещивание различных форм, несомненно принадлежащих к одному виду, дает различные результаты, что иногда оно бывает очень плодовито, тогда как в других случаях плодовитость уменьшается и может дойти до полного бесплодия. Ублюдки, получаемые при некоторых таких скрещиваниях, представляются во всем сходными с ублюдками, происшедшими от скрещивания явственно различных видов, и так же, как и они, или слабо плодовиты, или же вовсе бесплодны. Факты эти показывают ясно, что в деле бесплодия первостепенную роль играет не то, будут ли скрещиваемы расы или виды, а свойство половых органов, т. е. большее или меньшее сходство их у скрещиваемых особей. В деле слабой плодовитости ублюдков от различных видов ублюдков, во всем между собою сходных и представляющих одинаковые свойства половой системы, замешивается вредное влияние родственной связи (Inzucht), так как обыкновенно для опытов вынуждены бывают брать братьев и сестер и вообще очень близких родичей. На это обстоятельство особенно указывают опыты Фрица Мюллера над оплодотворением у Abutilon.*

После всего сказанного нетрудно объяснить себе основной факт, составляющий корень всего вопроса, именно то, что между домашними животными и растениями при скрещивании даже наиболее различных рас получается потомство, и притом весьма плодовитое. Для одомашнивания выбирались именно такие виды, которых половая система наименее изменялась под влиянием новых условий. Известно, какое большое количество видов было

* См. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft, т. VII, 1873, стр. 144.

акклиматизовано, но не сделалось одомашненным именно вследствие слабой плодовитости или полного бесплодия при измененном образе жизни. Домашние породы как такие, которые избраны благодаря, так сказать, половой выносливости, и не могут поэтому служить мерилом плодовитости при скрещивании живых существ в свободном, естественном состоянии. К тому же одомашненное состояние способно увеличивать плодовитость, и нередко человек нарочно подбирает для приплода особи, отличающиеся наибольшей плодовитостью. Хотя и между домашними породами известны случаи бесплодия, как, например, у некоторых разновидностей кукурузы, дыни, тыквы и табаку, но эти примеры во всяком случае составляют исключение из общего правила и потому не могут иметь большого значения.

Итак, одно из главных возражений антитрансформистов устраняется без особенного труда. Между расами и видами не оказывается того существенного несходства, которое было установлено школой, и потому открывается возможность из наблюдений над расами делать выводы по отношению к видам. Необходимо, однакоже, при перенесении таких выводов от одомашненных пород к естественным не опускать из виду тех отличий, которые обнаружились между теми и другими в деле столь важной способности, как плодовитость.

Установив два вышеупомянутые способа образования домашних рас: 1) посредством накопления и подбора мелких индивидуальных признаков и 2) посредством внезапного появления новых расовых отличий, Дарвин распространяет только первый из этих способов на всю живую природу и устанавливает положение, что естественные расы и виды в огромном большинстве, если не во всех случаях, произошли путем продолжительного и постепенного накопления мелких индивидуальных признаков под контролем естественного подбора. Возможность внезапного появления естественных видов он устраняет вовсе. Перечислив несколько примеров подобного возникновения некоторых одомашненных пород, Дарвин замечает: «Обилие этих

примеров может привести к ложному убеждению, что и естественные виды возникли также внезапно. Но мы не имеем ни одного свидетельства о проявлении в естественном состоянии подобных важных уклонений, и к тому же можно привести несколько доводов против подобного предположения; так, например, без надлежащего уединения, одно какое-либо уродливое уклонение исчезло бы без следа, вследствие скрещивания» (Прируч. жив., II, 445). К тому же предмету Дарвин возвращается в шестом издании «Происхождения видов» (1872), в главе о различных возражениях против теории естественного подбора (гл. VII). Хотя в конце концов он и соглашается, что, быть может, некоторые виды и произошли внезапно, но все же только в исключительных случаях. Как более общее правило, он не признает такого способа на основании следующих соображений: «Наблюдение показывает, — говорит он, — что внезапные и резко обозначенные уклонения у наших одомашненных пород появляются одиночно и притом вообще через длинные промежутки. Если бы такие уклонения появились в естественном состоянии, то они бы должны были, как было доказано выше, подвергнуться риску и затереться вследствие случайных уничтожающих причин и вследствие позже наступающего скрещивания; и в самом деле, известно, что так бывает в одомашненном состоянии, если только внезапные изменения подобного рода не подвергаются специальному сохранению и изолированию со стороны человека» (l. c., 274). Как видно из обеих цитат, главный аргумент Дарвина заключается в том, что внезапно появившаяся особенность не в состоянии удержаться против стирающего влияния скрещивания с неизмененными особями. В подтверждение этого Дарвин во второй цитате ссылается на подобные примеры в жизни домашних пород, впадая в весьма чувствительное противоречие. В самом деле, сам Дарвин так настаивает на том, что домашние породы по своему существу плодовитее естественных и что именно к последним нельзя прямо применять выводов относительно явлений плодовитости у первых. Отсюда ясно, что внезапно уклонившиеся индивидуумы

у животных в естественном состоянии отнюдь не необходимо должны сохранить способность плодовитого скрещивания, и a priori весьма вероятно, что они в этом отношении будут подходить всего ближе к диморфным и триморфным видам. Представить положительное доказательство в пользу фактического существования подобного отношения столь же трудно, как и доказать вообще, что естественные разновидности дают бесплодных ублюдков.

Но, независимо от противоречия с собственными выводами, отрицательное отношение Дарвина в вопросе о внезапном происхождении видов не выдерживает еще критики в силу им же самим собранных фактов. Вышеприведенные примеры внезапного появления расовых признаков у некоторых домашних животных замечательны именно потому, что они указывают на необыкновенную прочность этих признаков. Так, например, черноплечие павлины не только удержались в стаде обыкновенных павлинов и не стушевались вследствие скрещивания с основной породой, но, напротив, в двух случаях окончательно вытеснили ее, несмотря на невмешательство человека в это дело. Другая внезапно появившаяся порода, именно порода анконовых овец, также отличается прочной наследственностью и представляет еще в том отношении замечательную особенность, что овцы этой расы наклонны отделяться от других овец (см. выше), что, очевидно, весьма благоприятствует сохранению породы от смешения с основной расой. Наследственная прочность внезапно появившихся расовых признаков есть факт настолько постоянный, что Дарвин считает ее общим правилом. Вот как он высказывается об этом вопросе: «Все признаки, которые передаются в совершенстве некоторым из потомков, а другим не передаются вовсе, как то: известные цвета, нагота кожи, гладкость листьев, отсутствие рогов или хвоста, добавочные пальцы, пелоризм, карликовый рост и т. д., как известно, появлялись иногда внезапно у разных особей животных и растений. На основании этого, а также на основании того, что легкие сложные различия, которыми отличаются домашние породы друг

от друга, неспособны к своеобразной форме передачи, мы можем заключить, что она до известной степени связана с внезапным появлением признаков, о которых идет речь» (Прируч. жив., II, 101). Из всего этого можно сделать вывод, что внезапно появившиеся отличия имеют сами по себе гораздо более шансов удержаться против стушевывающего действия скрещивания, нежели мелкие индивидуальные уклонения. Вследствие этого в случаях первой категории подбор получает значительную помощь со стороны прочности внезапно появившихся признаков, которой он не имеет в тех случаях, когда ему приходится подбирать и удерживать непрочные индивидуальные отличия. Дарвин, говоря о неосновательности предположения внезапного появления видовых признаков, почему-то совершенно умалчивает о естественном подборе. Если этот агент способен подбирать легкие индивидуальные оттенки, если только они полезны в борьбе за существование, то почему же он не может делать того же с несравненно более резкими уклонениями, появляющимися внезапно? Вопроса этого Дарвин не ставит, и потому он не дает и прямого ответа на него; но у него собраны данные, которые могут несколько разъяснить эту сторону дела. Таким образом, он приводит целый ряд примеров, где цвет животного является очень полезным признаком, подбираемым естественным подбором (Прируч. жив., II, гл. XXI). Так, например, в Виргинии только черные свиньи сохраняют свои копыта, несмотря на вредное влияние корня одного растения. В Тарентино переживают только черные овцы, так как они не чувствительны к обильно растущему там зверобою, действующему гибельно на белых овец. Близ Малаги от виноградной болезни страдали только зеленые сорты, тогда как красные и черные вовсе не подвергались ей, и т. д. Из всего этого очевидно (и на этом особенно и настаивает Дарвин), что цвет есть признак весьма важный с точки зрения переживания в борьбе за существование; а между тем сам Дарвин причисляет его к таким признакам, которые появляются внезапно и могут целиком передаваться потомству.

Все высказанные соображения устраняют мнение Дарвина, что внезапные уклонения неспособны фиксироваться против скрещивания. Оказывается напротив, что такие уклонения имеют больше шансов прочного существования, нежели мелкие индивидуальные особенности. Другие возражения, приводимые Дарвином против теории внезапного появления видовых признаков, менее существенны и потому менее выдвинуты им. Таким образом, он называет внезапные уклонения уродливостями и потому уже считает возможным не обращать на них особенного внимания. Но сам Дарвин в нескольких местах своих сочинений предостерегает от злоупотребления словом «уродливость» и настаивает на том, что между настоящей уродливостью и простым индивидуальным отличием существуют все переходы. Если поэтому и можно согласиться считать анконовых овец, таксу, ниатский скот уродливыми породами, то этого никак нельзя сделать по отношению к черноплечему павлину, лягавой и т. д. Кроме того, следует заметить, что то, что в одном случае считается уродливостью, в другом составляет правило. Таким образом, по наблюдениям Бруннера фон-Ваттенвиль, бескрылость, составляющая постоянное свойство многих прямокрылых насекомых, является у некоторых видов в форме случайной и внезапно появляющейся уродливости.

Третье возражение или, правильнее, замечание Дарвина состоит в том, что большинство внезапно появляющихся признаков суть только простые случаи возврата. С этой точки зрения, например, бескрылость кузнечиков и некоторых тараканов будет только возвращением к признаку родоначальника всех насекомых и потому не представит собою чего-либо истинно нового. Так же точно, с этой точки зрения, не будет новостью появление черноплечести у павлинов, так как это внезапное появление будет только возвратом к признаку предка, у которого он образовался не внезапно, а постепенно, путем накопления мелких индивидуальных уклонений. Хотя это воззрение приводится Дарвином как простое априорическое предположение и потому не имеет претензии на обязательную силу, тем не

менее, если даже признать его вполне, сущность дела оттого не изменяется. Если у данного существа внезапно появившийся признак является путем простого возврата к признаку родоначальника, то отсюда еще не следует, чтобы оно во всех отношениях приближалось к последнему. Положим, что бескрылость кузнечиков и тараканов приобретена ими именно благодаря возврату к бескрылому предку; несмотря на это, и кузнечики и тараканы сохраняют не только признаки их семейств, но даже иногда и признаки родовые. Бруннер считает даже общим правилом, что каждый бескрылый вид имеет соответствующую крылатую форму, и потому считает возможным произвести первую от последней. Независимо от этого, появление давно утраченного признака может при новых условиях иметь очень большое значение в борьбе за существование, и потому особи с таким признаком могут получить первенствующую роль и вытеснить основную, неизмененную породу.

Итак, резюмируя все сказанное, можно притти к заключению, что факты, представляемые домашними животными, вполне вяжутся с теорией преемственного происхождения видов и во многих отношениях служат ей существенной опорой. С другой стороны, несомненно, что богатая плодовитость домашних пород не составляет препятствия воззрению, по которому разновидность есть только начинающийся вид, а не нечто диаметрально противоположное ему. Далее было показано, что если факты, представляемые домашними породами, с одной стороны, указывают на происхождение видов путем накопления мелких индивидуальных отклонений, под контролем подбора, то, с другой стороны, они свидетельствуют также и в пользу теории внезапного появления более или менее резких уклонений, способных фиксироваться как вследствие их собственной прочности, так и под влиянием подбора.[55]



VIII

Борьба за существование.— Представление Дарвина об этой борьбе.— Главные моменты борьбы за существование.— Роль этих моментов в деле образования видов.— Отношение борьбы за существование к морфологическим признакам живых существ.—Вопрос о вымирании побежденных в борьбе и исследования Нэгели об этом

Понятие о борьбе и термин «борьба за существование» были введены в науку довольно давно, по преимуществу ботаниками. С давних пор уже было замечено вытеснение одних растений другими, процесс, который тем охотнее сравнивался с вытеснением первобытных народов европейцами, что вытеснителями обыкновенно являлись европейские растения. Таким образом, составилось понятие о силе растения в борьбе. Явление это должно было по существу своему обратить на себя особенное внимание ботанико-географов, и лучший из них, Альфонс де-Кандоль, дал и самое полное описание процессов борьбы, насколько они были исследованы в его время.

Говоря о «борьбе» в растительном царстве, ученые, разумеется, употребляли это слово в смысле иносказательном, понимая под борьбой сумму явлений, в силу которых растение вытесняет другое или удерживается на месте, расселяется, сохраняется от вредных влияний и пр. Де-Кандоль чаще всего говорит о борьбе за существование в смысле конкуренции между двумя растениями, оспаривающими одно какое-нибудь место; он, кроме того, применяет этот термин и к явлениям прямого, активного истребления. Так, например, он относит сюда случаи уничтожения семян насекомыми, истребление

водяных растений рыбами и пр. «Борьба между видами обоих органических царств существует всюду»,—говорит он.*

Признавая великое значение в природе борьбы за существование, ни де-Кандоль, ни другие ботаники-географы не усматривали, однакоже, никакой связи между этим явлением и явлением изменяемости и образования видов. Де-Кандоль не только не смотрел на борьбу как на исходный пункт изменяемости, но он даже вовсе отвергал последнюю. Мысль связать эти два с виду совершенно разобщенные явления в нечто целое вполне принадлежит двум основателям теории подбора — Уэллесу и Дарвину. Оба они, подобно их предшественникам, смотрят на борьбу за существование как на сумму явлений, результатом которых является или переживание, или смерть. Так, например, по мнению Дарвина, растение на краю пустыни борется за существование против засухи, омела борется с деревом, в которое она пускает корни, и т. п. Но в то же время борьба обнимает и явления конкуренции между существами, имеющими одинаковые потребности. Так, например, можно сказать, что омела борется с другими ягодными растениями, т. е. соперничает с ними в деле перенесения их ягод птицами. Так же точно можно сказать, что два хищных зверя, гоняясь за добычей, соперничают друг с другом, т. е. борются за существование из-за добычи, и т. п. Придавая понятию столь многостороннее значение, Дарвин считает борьбу за существование явлением в высшей степени сложным, явлением, связывающим, повидимому, самые разнородные существа.

Основным источником борьбы и Уэллес и Дарвин считают усиленное размножение животных и растений. В этом отношении оба они распространяют теорию Мальтуса на весь организованный мир и смотрят на землю как на планету, находящуюся в состоянии перенаселения, где каждая жизнь стоит нескольких смертей, где всякое живое существо должно или побороть себе место на земле, или же погибнуть.

---

* Géographie botanique raisonnée, т. I, 1855, стр. 450.

Главный закон борьбы за существование, имеющий, по мнению Дарвина, особенное значение в деле происхождения видов, формулирован им следующим образом: борьба за существование всего сильнее между особями и разновидностями одного и того же вида. За основание он берет общее положение, что соседние виды, имея наибольшее сходство в образе жизни и строении, должны всего более и конкурировать между собою из-за одинаковой пищи, места и пр. В подтверждение этого он приводит ряд примеров вытеснения видов их ближайшими родичами, например, вытеснение черной крысы бурою, одного вида горчицы другим и т. п. Отсюда явствует, что из всех явлений борьбы за существование Дарвин выдвигает на первый план конкуренцию между существами, имеющими одинаковые потребности, и особенно — конкуренцию между индивидуумами и разновидностями одного и того же вида, соперничество между которыми ведет к образованию новых форм. Некоторые новейшие авторы из лагеря трансформистов, ввиду столь существенного значения конкуренции, ограничили ею понятие о борьбе за существование. Так, например, Нэгели * говорит, что «настоящая борьба за существование происходит не между хищным зверем и травоядным, которые борются друг с другом за жизнь, но, с одной стороны, между хищниками, которые делают нападение сообща, с другой же стороны — между травоядными, соединенными друг с другом ради защиты». Ограничивая понятие о борьбе за существование в интересах трансформизма, можно еще сделать шаг дальше и сказать, что оно приложимо не ко всякой конкуренции, а только к конкуренции между особями и разновидностями одного и того же вида, так как конкуренция между отдельными видами не может повести к образованию новой формы. С этой точки зрения нужно сказать, что, например, в случае вытеснения черной крысы другим видом настоящая борьба за существование происходит не между обоими видами, а среди неделимых каждого из видов между собою; что

* Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der Akademie d. Wissensch. zu München, т. II, 1874, стр. 100.

бурые крысы (пасюки) соперничают друг с другом из-за того, кто более вытеснит черных крыс и займет их место, подобно тому как, например, в войне двух народов борьба за существование будет заключаться не в самой войне, а в соперничестве членов каждого народа из-за выслуги и отличия друг перед другом.

Я взял этот пример с целью показать, что ограничивание понятия о борьбе в интересах вопроса о происхождении видов через накопление индивидуальных или расовых особенностей приводит к крайности, которая не может быть терпима;[56] с другой же стороны, я хотел показать, что борьба за существование слагается из нескольких моментов, которые все должны быть приняты в расчет, хотя и не все они имеют одинаковое отношение к вопросу о происхождении видов. Из этих моментов борьбы главными могут быть названы следующие: 1) конкуренция между особями одного и того же вида; 2) конкуренция между особями различных видов; 3) борьба между особями различных видов (например, борьба хищного с травоядными) и 4) борьба между живыми существами и стихиями (борьба против холода, засухи и пр.).[57]

Так как, с точки зрения дарвинизма, виды происходят вследствие накопления мелких индивидуальных или расовых признаков, оказавшихся выгодными в борьбе за существование, то очевидно, что первый момент борьбы будет иметь наибольшее и всего более непосредственное значение в деле образования новых видов. Остальные моменты приобретут только значение стимулов для возбуждения конкуренции между особями одного и того же вида. Так, например, борьба между хищником и его добычей должна возбуждать соперничество между особями хищников и также соперничество между особями вида, служащего добычей. Вследствие этого победителями выйдут, с одной стороны, особи хищников, поймавшие наибольшее количество добычи, с другой же стороны, те особи преследуемого вида, которые в силу своих индивидуальных признаков наиболее обезопасили себя от нападений.

Но помимо тех стимулов конкуренции между особями одного и того же вида, которые заключаются в остальных трех моментах сложного явления борьбы за существование, дарвинисты признают усиленное размножение главнейшим фактором, вызывающим конкуренцию между особями и, следовательно, ведущим в конце концов к образованию новых форм. Фактор этот особенно важен потому, что он может вызывать конкуренцию в тех даже случаях, когда никаких других возбудителей нет. Так, например, в уединенной местности, представляющей благоприятные стихийные условия, вид данного существа может быть вовсе пощажен как от борьбы с другими видами (вследствие уединения), так и от борьбы со стихиями. Казалось бы, что при таких условиях нет данных для изменения видов; между тем уединенный вид этот, в силу общего всем организмам свойства размножаться в геометрической прогрессии, перенаселит данную местность, так что последняя не будет в состоянии дать приют всем особям, и между ними неизбежно возникнет жестокая конкуренция, результатом которой должно явиться образование нового вида. Так дарвинисты должны себе представлять распадение первого появившегося на земле вида, которому не приходилось выдерживать борьбы иначе как в своей собственной сфере.

Считая весьма важным решение вопроса о степени значения усиленного размножения и других факторов — возбудителей борьбы между особями, я постараюсь по возможности уяснить его. С этой целью я прежде всего остановлюсь на пресноводных растениях как на таких, которые уже вследствие местного изолирования в сильной степени подвержены перенаселению; к тому же многие из них отличаются особенно сильной способностью размножаться бесполовым путем. Кто не знает, как часто ряски, кувшинки и другие водяные растения размножаются в такой степени, что покрывают всю поверхность водяного бассейна, не оставляя ни малейшего пробела? То же самое бывает на неглубоких реках, где количество растений доходит до такой степени, что судоходство становится в высшей степени затруд-

нительным. Лангедокский канал был однажды совершенно запружен валлиснерией.* Де-Кандоль ** приводит следующий пример быстрого распространения водяного растения, имеющий тем большее значение, что в этом случае дело идет в то же время о натурализации американского растения. «Один из главных садовников ботанического сада в Монпелье часто бросал куски водяного растения Jussiaea grandiflora в маленькую речку Ле. Через несколько лет оно размножилось в такой степени, что запрудило мельничные шлюзы». «Г. Рекьен поместил это растение в каналы Авиньона, на берег Роны и Сорги; кроме того, он привез его в Тонель. В этих различных местах оно до того размножилось, что только одни ботаники считают его нетуземным».

Ввиду подобных фактов *** следовало бы ожидать, что водяные растения, столь часто подвергаясь перенаселению, должны бы обнаруживать сильную наклонность к образованию новых видов и вообще представлять систематическую непрочность. Между тем факты показывают прямо противоположное. Пресноводные растения вообще бедны числом, видом и, кроме того, они носят на себе отпечаток древнего происхождения. В числе их вовсе нет представителей сростнолепестковых, которые составляют наиболее новую и совершенную группу. Но не только семейства и роды пресноводных растений, а также и виды их сравнительно весьма стары. «Современное распределение водяных европейских растений,— говорит де-Кандоль,— восходит, повидимому, к эпохе, предшествовавшей образованию Альпов и даже Пиренеев, к эпохе более ранней, чем эпоха отделения Англии от Ирландии, Корсики и других главных островов Среди-

* Zeyss. Versuch einer Geschichte der Pflanzenwanderung, Gotha, 1855, стр. 4.

** L. c., т. II, стр. 714.

*** К сказанному следует прибавить факт, описанный Бэкером в его «Измаилии». Во время путешествия по Белому Нилу плавающие растения до того скоплялись на пути, что совершенно загораживали дорогу. Обстоятельство это имеет столь серьезное значение, что Бэкер ставит в зависимость от расчистки реки судьбу пароходства по Белому Нилу и доступность Центральной Африки вообще.

земного моря» (l. с., 1321). На это указывает уже необыкновенно большая область распространения, т. е. нахождение в очень отдаленных и разобщенных друг от друга местах. Вот несколько примеров. Обыкновенная ряска (Lemna minor) встречается не только на всех пяти материках, но и на многих, частью океанических островах, например на Азорских, Новой Зеландии, Тасмании и др. Один из рдестов (Potamogeton natans) водится в Европе, Америке, на мысе Доброй Надежды, в Австралии и Новой Зеландии, на Азорских островах и пр. Najas major водится в Европе и на Сандвичевых островах и т. д. (де-Кандоль, l. с., 1004, 1005).

Полученный результат хорошо вяжется с мыслью Дарвина, что пресноводные организмы вообще более постоянны, чем морские или сухопутные, но он не находится в полной гармонии с его основными принципами. Вот относящееся сюда место из «Происхождения видов»: «Все пресноводные бассейны в совокупности составляют небольшую площадь сравнительно с морем или сушею, и вследствие этого конкуренция между пресноводными организмами должна быть менее жестокой, чем в других местах. Новые формы должны медленнее происходить, а старые медленнее вымирать». Здесь забыт закон Мальтуса, составляющий столь важное основание дарвинизма. Ограниченные пространства должны прежде всего в сильной степени благоприятствовать перенаселению (что мы и видим в действительности), а перенаселение должно возбуждать образование новых признаков и распадение старых видов на новые. Если же этого нет, если для образования новых видов необходима конкуренция между различными организмами, то ясно, что момент перенаселения в деле трансформизма отступает на задний план.

Тот же вывод получается и при рассмотрении вопроса о населении океанических, т. е. значительно изолированных, островов. Известно, что эти острова очень бедны формами, т. е. что число видов, населяющих их, невелико. Это обстоятельство, так же как и ограниченность пространства, весьма благоприятствуют перенаселению, т. е. усиленному размножению, одной

или нескольких форм. Но и на островах, так же как и в пресных водах, перенаселение не возбуждает образования новых видов. Наоборот, население океанических островов, подобно пресноводным организмам, носит на себе отпечаток старинного происхождения, так что, например, Освальд Геер сравнивает нынешнюю флору Мадейры с третичной европейской флорой. Дарвин объясняет это тем, что «на маленьком острове борьба за существование значительно менее жестока, вследствие чего на нем должно быть меньше изменений и вымирание — слабее».

Из двух приведенных примеров вытекает, что для образования новых форм усиленное размножение и перенаселение одной формы имеет несравненно меньшее значение, чем совместное нахождение и взаимная борьба многих разнородных форм. С помощью этого вывода можно согласить некоторые противоречия, встречаемые у Дарвина. Так, разбирая вопрос о том, почему низшие организмы удержались до сих пор и не вытеснились высшими формами или сами не изменились, Дарвин указывает на тот факт, что многие низшие животные живут в уединенных местах. Так, например, низшее позвоночное животное (Amphioxus) имеет на бесплодном песчаном берегу южной Бразилии «единственным сожителем и конкурентом» одного кольчатого червя. Тут опять упущено из виду существенное обстоятельство. С истинно-дарвиновской точки зрения конкурентами являются в значительной степени особи того же вида, того же Amphioxus. Если он живет уединенно, то он может беспрепятственно размножиться в геометрической прогрессии, а это обстоятельство само по себе уже должно вести к изменению.

Ввиду изложенного естественно возникает мысль, что для изменяющего действия борьбы за существование, а следовательно, и естественного подбора недостаточно простого перенаселения одной формы, и необходима конкуренция по возможности большего количества разнородных существ, и что если и нельзя сказать, что естественный подбор вступил в свои права только с тех пор, когда на земле уже появились различные виды, то во всяком случае справедливо, что первобытные условия и

бедность первобытного населения должны были неблагоприятно влиять на трансформизм путем естественного подбора.[58]

Обратимся теперь к вопросу: какие стороны организма имеют всего большее значение в борьбе за существование? В ответ на это можно вообще сказать, вместе с Нэгели, что все, что способно увеличить продолжительность жизни особи и ее плодовитость, увеличивает шансы данного существа в борьбе. По отношению к растениям де-Кандоль высказывает следующее: «Если растение производит много семян, легко рассеивающихся во всех местах при помощи ветра, животных и пр.; если оно сильно, т. е. если оно противостоит разрушительным действиям и приспособляется к разнородным местностям, то такое растение легко сделается обыкновенным на протяжении целой большой страны» (l. с., 463). Роль плодовитости в борьбе за существование в самом деле очень сильна и легко может быть пояснена примерами. Победа, столь часто одерживаемая низшими, недолговечными существами, каковы многие паразиты, нередко всецело бывает обусловлена их усиленной плодовитостью. Общеизвестно, что паразитические грибы производят миллионы спор, которые могут развиться в очень короткое время и погубить питающее их растение или животное. Известно также, что плодовитость мелких животных, например мелких млекопитающих, очень значительна, что дает им значительный шанс в борьбе за существование, и в то время когда крупные, умные и сильные, но слабо плодовитые млекопитающие, как, например, слоны, мамонты и пр., или совершенно вымерли, или же близки к вымиранию, мелкие грызуны удержались, несмотря на то, что многие из них приносят вред человеку и сильно преследуются им.

Ввиду основных принципов дарвинизма, только что приведенное положение о роли плодовитости в борьбе за существование легко может показаться парадоксом. В самом деле, если усиленная плодовитость есть именно то зло, из которого возникает борьба, то как же согласить это с тем, что та же усиленная плодовитость является одним из главных моментов победы

в борьбе за существование? С помощью вышесказанных соображений это недоразумение легко устраняется. В действительности оказывается, что усиленная плодовитость далеко не имеет столь важного значения в возбуждении борьбы, как это было предположено Дарвином, что в этом отношении несомненно большую роль играет конкуренция и борьба разнородных форм. В тех же случаях, когда соперничество возникает из борьбы различных видов, для каждого из них усиление плодовитости представляется весьма существенным, и особи, которые окажутся наиболее плодовитыми, наверно выйдут победителями. Обратный результат получится только в том случае, если борьба за существование возбуждается чересчур усиленным размножением особей одного и того же вида на ограниченном пространстве. Тут, очевидно, наименее плодовитые особи будут иметь всего больше шансов победы, так как последняя обусловится не количеством особей, а их крепостью и силой. Но случаи этой категории, как уже было показано выше, имеют гораздо меньшее значение в вопросе о трансформизме, нежели случаи борьбы, возбуждаемой столкновением разнородных форм, т. е. те случаи, когда усиление плодовитости получает первостепенное, нередко решительное значение.[59]

Убедившись в существенном значении плодовитости в деле борьбы за существование, весьма важно узнать, в каком отношении находится эта способность к форменным (морфологическим) признакам, выражающим систематическое родство, т. е. будут ли два соседние рода и вида и вообще какие-нибудь две соседние группы представлять в то же время и сходную плодовитость, или же это свойство может быть независимо от форменных признаков. Положительный ответ в ту или другую сторону не может быть дан в настоящее время за отсутствием фактических сведений относительно плодовитости у различных животных, так что поневоле приходится покамест ограничиться только общими и приблизительными данными. Еще со времен Бюффона было обращено внимание на связь плодовитости с размерами тела, т. е. на общий закон, что увеличение живот-

ного связано всегда со слабой плодовитостью, и наоборот. Величина тела в свою очередь имеет отношение к систематическим признакам, так что можно сказать вообще, что в одних группах преобладают крупные формы, в других мелкие. С другой стороны, известны факты, показывающие, что плодовитость зависит от экономических условий организма (степени его питания и пр.) и что она сама влияет на форменные признаки. Так, известно, что уменьшение плодовитости или бесплодие ведут нередко к форменной изменчивости. Но эти выводы приложимы в общих чертах и всего менее применимы к случаям близкого систематического родства, например, к видам или разновидностям. По крайней мере можно утверждать, что две очень близкие формы могут отличаться друг от друга сравнительно весьма значительной степенью плодовитости. Так, например, самка зайца рождает только четыре детеныша, а крольчиха от восьми до двенадцати. То же подтверждают примеры увеличения плодовитости у животных в одомашненном состоянии. Вследствие этого нет возможности на основании систематического родства мелких групп, например видов, судить о степени их плодовитости, а с точки зрения вопроса о происхождении видов в борьбе за существование на первом плане стоят именно эти мелкие группы, т. е. группы особей с индивидуальными отличиями и разновидностями. Отсюда следует, что *форменные признаки, не выражая собою степени плодовитости, не могут служить и мерилом шансов победы в борьбе, если она в данном случае решается именно благодаря усиленной плодовитости.**

Другой существенный момент, обусловливающий победу в борьбе за существование, есть то, что называют крепостью, или силою. Под этим названием разумеют, однакоже, не физическую силу, а просто некоторую способность, обладание которой помогает одному существу вытеснять другое, все равно, будет ли оно одарено активной силой (животные) или нет (растения). Так, де-Кандоль в вышеприведенной цитате говорит

* См. об этом в статье «Антропология и дарвинизм» в «Вестнике Европы» за 1875 г., январь, стр. 191.

о силе растения, подразумевая под этим его выносливость. В других местах своей ботанической географии он употребляет этот термин в более широком смысле. Так, например, он говорит о вытеснении туземной флоры островов европейскими растениями следующее: «Нашествие иностранных видов особенно замечательно на маленьких островах, каковы острова св. Елены и Вознесения, где туземные виды были малочисленны и удерживались без большой борьбы. Теперь они, так сказать, задавлены *новыми, более сильными видами*; они более уже не могут переносить этой конкуренции с целым миром» (l. с., 722).

Как с общей естественно-исторической, так и с более частной точки зрения трансформизма, вопрос о значении этой «силы» имеет громадное значение. Что это за сила, каковы ее свойства и отношения к другим, главным образом к форменным особенностям организмов как таким, на основании которых распознаются виды и определяется систематическое родство? У Дарвина нет положительного, фактического ответа на этот вопрос. Теоретически он говорит, что «сила» в борьбе есть вообще бо́льшая степень приспособленности организма к данным условиям, и это положение, как известно, есть одно из основных положений его теории; но именно для проверки его и необходимо знать, почему именно в ряду конкретных случаев одни организмы оказались ценнее других и вытеснили их. Дарвин говорит в главе «О борьбе за существование»: «Мы можем смутно познать, почему конкуренция между наиболее близкими формами всего сильнее; но, вероятно, мы ни в одном случае не будем в состоянии точнее определить, каким образом случилось, что в обширной борьбе за существование одно существо одержало победу над другим».

Борьба за существование, обнаруживающаяся вытеснением одних форм другими, была, как уже было сказано в начале главы, преимущественно исследована ботаниками, которые не только установили общее понятие о борьбе, но и сделали шаг вперед в деле более глубокого изучения предмета. Дюро-де-ла Малль, исследовавший в продолжение тридцати лет борьбу за

существование на ограниченном пространстве, пришел к тому убеждению, что победа достается попеременно то одной, то другой стороне. Таким образом, бобовые растения (Leguminosae), вытеснив злаки, по прошествии известного срока ослабевают и в свою очередь вытесняются злаками же. На конгрессе немецких лесоводов в Бадене в 1842 г. было констатировано, что в нескольких местах красный лес уступил место другим видам и, наоборот, — буковые и дубовые леса должны были уступить место хвойному. Так, например, в Зигмарингене ель показалась триста лет назад и вытеснила дуб и бук. Между Ландау и Кайзерлаутерном большие дубовые леса от 250 до 400-летнего возраста возобновляются только буком, а другие буковые и дубовые леса вытесняются сосной. Наоборот, гагенауский лес, большая часть которого состоит из сосны, 170—180 лет назад был исключительно буковым (de Candolle, l. c., 448, 472). «В приведенных примерах, — говорит де-Кандоль, — не было ни общей рубки леса, ни пожара. Древесные породы естественно следуют друг за другом, *без видимой причины*. Вероятно, все общественные растения подвержены этому закону; но только его легче наблюдать на деревьях, чем на мелких видах». Две стороны этих явлений обращают на себя особенное внимание: во-первых, перемежаемость победы и, во-вторых, то, что она совершается «без видимой причины». Все это указывает на то, что причина победы заключается не в тех форменных отличиях, которые свойственны видам борющихся растений, а лежит где-то глубже. Этот результат имеет значение уже потому, что он указывает на то, что в деле борьбы за существование, или, по крайней мере, в исследованных резких случаях этой борьбы, систематические форменные признаки не играют существенной роли. По мнению ботаников, факт долгого пребывания растения на одном и том же месте сам по себе ослабляет его и делает его невыносливым в борьбе за жизнь. «Нельзя сомневаться, — говорит де-Кандоль, — в том, что существование вида и, особенно, продолжительное существование вредно для жизни этого или сходных с ним видов на той же почве. Это доказывается

как опытом хозяев, так и наблюдением естественных явлений» (l. c., 447). Многие думают, что причина этого явления заключается в том, что растения, в течение длинного периода времени извлекая из почвы нужные им вещества, наконец, получают их в столь малом количестве, что начинают ослабевать и легко уступают место другим видам, нуждающимся в других, неизвлеченных веществах. Против этого мнения возразили, что ослабевание растения замечается и в тех случаях, когда оно ежегодно возвращает почве (в виде листьев, семян и пр.) значительное количество отнятых пищевых веществ. Поэтому А. П. де-Кандоль предложил другое объяснение: он обратил внимание на то, что корни могут вносить в почву вредные вещества, путем ли простого выделения, или путем разложения устарелых частей, вещества, присутствие которых может ослаблять данное растение, не аффицируя другое. Альфонс де-Кандоль, взвесив различные доводы, пришел к следующему выводу: «очевидно, что продолжительное присутствие вида изменяет почву вследствие неправильных извержений корней и их разветвлений» (l. c., 449).[60] Возможно, что с помощью этого факта объяснится не только периодическая смена общественных растений на ограниченном пространстве, но и вытеснение туземной флоры океанических островов. В самом деле, если принять в соображение, что численность видов на океанических островах незначительна и вследствие того сравнительно велика цифра особей каждого вида; если, далее, припомнить, что население уединенных островов носит на себе отпечаток старинного происхождения (см. выше), то, ввиду факта, что продолжительное пребывание растения на одном месте вредит ему, легко притти к заключению, что океанические растения оказались слабыми в борьбе за существование с пришельцами более нового происхождения и притом же попавшими на новую для них почву. Соображение это может служить подтверждением предположения А. де-Кандоля, который говорит, что из быстрого вытеснения европейскими растениями туземной флоры океанических островов еще нельзя заключать, чтобы эта флора навсегда исчезла.

Он обращает внимание на то, что туземные растения оставляют после себя большой запас семян в почве, которые могут со временем, когда растения новой флоры, в свою очередь, ослабеют, произвести снова туземные формы и эти последние в новой борьбе могут оказаться победителями. Дарвин нигде не высказывается прямо против этого воззрения, но из многих мест его книги видно, что он его не разделяет. Он высказывает мнение, что островные растения слабее просто оттого, что им не приходилось выдерживать такой длинной и сложной борьбы, как материковым, которые поэтому и вытесняют первых окончательно, навсегда.[60а]

Хотя указанное разногласие мнений весьма чувствительно для науки о борьбе за существование, но оно не затрагивает той основной стороны вопроса, что «*сила в этой борьбе в исследованных случаях заключается не в форменных признаках, служащих отличием видсв, а в более скрытых физиологических особенностях организма*».* Де-Кандоль во многих местах своего сочинения высказывается в этом смысле; вот, например, одно из них: «Настоящие причины распространения группируются в три категории: более или менее легкое и частое перенесение семян, способных к прорастанию; связь или разобщение (более или менее действительные) территорий с более или менее сходным климатом; *внутренние и физиологические свойства каждого вида. Эти категории причин связаны, как я уже сказал, то с природой растений, то с природой страны*» (l. с., 596). Дарвин не входит в рассмотрение этого вопроса, но из некоторых его выражений можно заключить, что он, в сущности, думает так же. Вот что, например, он говорит по поводу борьбы за существование растений новозеландской флоры: «Судя по тому, в какой степени существа, вывезенные в новое время из Европы, распространились и заняли места, бывшие замещенными туземными флорами на Новой Зеландии, мы должны думать, что если бы

---

* Этот результат подтверждается и исследованиями Нэгели над борьбою различных близких между собою растений, например, видов Achillaea, Hieracium и альпийских роз.

на этот остров были перевезены все животные и растения Великобритании, то множество британских форм со временем вполне бы натурализовалось и вытеснило бы много туземных видов. Напротив, факт, что едва ли хоть один обитатель южного полушария одичал где-либо в Европе, дает повод сомневаться, что если бы все продукты Новой Зеландии были перевезены в Европу, то многие из них завоевали бы себе уже занятые места. С этой точки зрения можно сказать, что организмы Великобритании стоят гораздо выше на лестнице существ, чем продукты Новой Зеландии. *Этого результата, однакоже, не мог бы предсказать самый опытный натуралист, после исследования видов обеих стран*». В подчеркнутых словах выражена та же мысль, что и у де-Кандоля, именно, что в деле борьбы обусловливают победу «внутренние, физиологические свойства», а не те (это уже прибавляем от себя) признаки, которые служат отличительными для видов и на которые обращает внимание натуралист при исследовании форм и сравнении видов двух стран. Отсюда получается более общий вывод, что *свойства, первостепенные по значению в борьбе, и систематические признаки видовых форм не необходимо совпадают друг с другом*.

В науке, как уже было сказано, собрано до такой степени мало фактов о борьбе за существование и причины победы до такой степени неисследованы, что (для приблизительного и провизорного [объяснения]) на каждом шагу приходится прибегать к косвенным доказательствам и удовлетворяться дедуктивными выводами.

A priori можно сделать предположение, что нечувствительность к переменам внешних влияний составляет весьма важное условие победы в борьбе. Возьмем, например, нечувствительность к свойству воды. Из двух близких форм та, которая может одновременно жить и в море, и в реке, легко получит перевес над другой, которая способна к жизни только в одной из этих сред. Есть некоторые немногие формы, наверно переселившиеся из морей в пресные воды, формы, большинство родичей которых живет только в море. Сюда относятся, например, пресноводные

гидрополипы, которых известно только всего два рода с несколькими немногими видами. Оба эти рода, так сказать, вырвались из многочисленной среды своих родичей, оставшихся в море, но это совершилось независимо от систематического родства. Оба рода несравненно более близки в систематическом отношении ко многим чисто морским гидрополипам, чем друг к другу. Тот же существенный результат получится и при исследовании многих других «внутренних и физиологических свойств», важных в борьбе за существование. Никто не станет отрицать, что в этом отношении весьма большое значение имеет способность переносить засуху. Способность эта, столь нужная для множества животных, распределена у них весьма неравномерно. Есть животные, вовсе или почти вовсе лишенные ее, и другие, обладающие ею в замечательно высокой степени. Известны так называемые «воскрешающиеся животные», т. е. такие, которые переносят продолжительную и притом очень сильную и упорную засуху. Такие животные водятся во мхе, вместе с которым они могут подвергаться как высушиванию, так и значительному нагреванию. Подобная выносливость, благодаря которой продержались эти существа при столь изменчивых условиях их существования, следовательно, свойство, столь могучее в борьбе, не находится, однакоже, в необходимой связи с форменными систематическими их признаками. Таким образом, способность к оживанию свойственна некоторым коловраткам, некоторым корненожкам, некоторым низшим паукообразным и некоторым круглым червям, т. е. представителям разнородных систематических групп, другие виды которых, несмотря на систематическую близость, не способны, однакоже, оживать после высыхания.

Нет надобности перечислять здесь все свойства организмов, весьма важные в борьбе за существование и в то же время ничтожные с систематической точки зрения. Я ограничусь еще только одним примером, потому что он представляется особенно характерным. Представители многих и притом весьма разнородных групп отличаются способностью вести паразитический

образ жизни. Условия этой обстановки до такой степени своеобразны, что они во многих отношениях изменили природу паразитов и, упростив ее в более или менее значительной степени, свели ее к сходному и приблизительно общему уровню. Ввиду такого сходства, отражающегося на всей наружности паразитов, зоологи отнесли их всех к типу червей и составили из них отдельный класс гельминтов, или паразитических червей. Пример этот с первого взгляда может показаться идущим прямо вразрез с положением, которое я до сих пор отстаивал, именно с выводом, что *важные в борьбе физиологические свойства не необходимо совпадают с форменными, систематически важными признаками*, так как у паразитов свойство их образа жизни как раз совпало с основным признаком систематической группы. Но интерес и заключается в том, что эта группа удержалась до тех только пор в науке, пока не ознакомились ближе с паразитическими организмами. Из прежнего класса гельминтов, при ближайшем знакомстве, должны были выделить ряд форм и распределить их между ракообразными, паукообразными и простейшими животными. Оставшиеся затем паразиты, сходные в том, что все они принадлежат к типу червей, все же не могли быть собраны в одну естественную группу, и прежний класс гельминтов совершенно распался. Часть форм, входивших в состав его, соединили со многими свободно-живущими червями в один класс круглых червей, остальных же паразитов причислили к так называемым плоским червям, между которыми тоже оказалось много свободно-живущих форм. Таким образом, в результате пришли к убеждению, что прежний класс гельминтов не составляет естественной систематической группы, а представляет только сброд разнородных форм, сходных в образе жизни и многих внешних признаках, но отличных по своим существенным морфологическим свойствам; кроме того, убедились в том, что с этой последней точки зрения различные паразиты гораздо более сходны с соответствующими свободно-живущими формами, нежели между собою.

В статье «Антропология и дарвинизм» (l. с., 187—195)

я уже говорил о приложении той же точки зрения (отсутствие необходимого соответствия между свойствами, обусловливающими победу в борьбе за существование, и систематически важными морфологическими признаками) к человеку и указал на воззрение Нэгели, по которому полезные приспособления «составляют качества исключительно физиологического свойства». Интересующихся предметом посылаю как к только что цитированной статье, так и к замечательному очерку Нэгели «О происхождении и определении естественно-исторического вида», существующему в русском переводе.[61]

В борьбе за существование оказываются и победители и побежденные. Последние, по мнению Дарвина, которое составляет одно из основных положений его теории, умирают настолько быстро, что именно вследствие этого так часто теряется связь между двумя соседними видами. Быстрое вымирание побежденных необходимо с дарвиновской точки зрения, так как оно содействует полному изолированию победителей, т. е. препятствует скрещиванию между новой формой — победительницей и старой — побежденной. В результате борьбы является «постоянное стремление к уничтожению как основной производительной формы, так и промежуточных форм между нею и производною. Поэтому-то доказательство их прежнего существования могло бы быть найдено разве только между ископаемыми остатками земной коры, которые, однакоже, сохранились весьма неполным и несвязным образом» (Дарвин. «Происхождение видов», изд. 6-е, стр. 191).

Вопрос о вымирании форм, слабейших в борьбе за существование, имеет такое важное значение с общей точки зрения, что на него обратил особенное внимание Нэгели, один из самых знаменитых и несомненно наиболее разносторонний и богатый познаниями современный ботаник. Он представил как ряд наблюдений, так и несколько соображений по этому вопросу, с главным содержанием которых я намерен теперь познакомить читателя, не останавливаясь перед тем, что все замечания Нэгели касаются исключительно растений.

Более десяти лет занимаясь тщательным исследованием вопроса о происхождении видов из разновидностей и о конкуренции между последними, Нэгели обратил внимание на то, что многие очень близкие формы уживаются друг подле друга и что даже в тех случаях, когда две разновидности общими силами вытесняют третью, среднюю между ними и по всей вероятности их общую родоначальницу, то последняя не вымирает, а оттесняется только на какое-нибудь новое место. Так, например, он однажды открыл на крутой скале в Альпах две разновидности одного и того же вида (Hieracium villosum), которые представляли как бы две крайности основной формы, ни одного экземпляра которой, однакоже, не оказалось между ними, несмотря на то, что она вообще очень обыкновенна на соседних горах. Отсюда легко было притти к заключению, что обе разновидности, произойдя от одной основной и средней между ними формы (H. villosum), вытеснили последнюю с своей скалы, но ужились друг с другом, быть может, вследствие того, что в силу своих отличий они могли существовать без конкуренции. Как бы то ни было, но даже две вытесняющих разновидности не обусловливают вымирания вытесненной.

Ввиду собранных им фактов, Нэгели пришел к следующему убеждению: * «При поверхностном взгляде ничего не может казаться более естественным, как то, что из двух конкурирующих форм сильнейшая окончательно вытеснит слабейшую. И наверно существуют примеры подобного явления. Однакоже оно, поскольку дело касается истинно доказательных случаев, вообще должно быть признано только за исключение. Общую приложимость оно имеет только для гипотетических, неспособных к существованию форм, постоянно возникающих в силу индивидуальной изменчивости и затем тотчас же исчезающих». «Сродные или аналогические формы, между которыми обыкновенно конкуренция всего сильнее, вытесняются не так, чтобы, например, каждая оставалась одна в той области, в которой она

* Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München, 1874, стр. 113.

оказалась более сильной. Оба соперника терпят друг друга на одном и том же месте или в общей области, так как конкуренция определяет только взаимное численное отношение. Таким образом, вытеснение мы должны вообще представлять себе не всеобщим, а только частным». Этот результат, очевидно, совершенно изменяет воззрение Дарвина на роль борьбы как на повод к полному изолированию, и притом в сравнительно короткий промежуток времени, победителей, одаренных каким-либо выгодным признаком, от побежденных, лишенных этого признака. Без такого изолирующего влияния вообще весьма трудно представить себе как образование нового вида по дарвиновской схеме, так и отсутствие промежуточных форм между большинством видов.

В подтверждение только что приведенного вывода, сделанного на основании добытых фактов о вытеснении и совместном нахождении разновидностей и видов у растений, Нэгели приводит еще целый ряд теоретических, математических данных. Полагая условиями возможные случаи, что два существеннейших в борьбе за существование момента, именно продолжительность жизни и прирост молодых растений, являющихся взамен умерших, находятся в зависимости от постоянных внутренних качеств или же от внешних условий; полагая, далее, что каждый из двух моментов одного соперника находится в зависимости от числа особей каждого из конкурентов или их обоих вместе, затем, что ежегодный прирост изменяется от продолжительности жизни каждого соперника, оказывается, «что общее положение, будто более сильная и более выгодно приспособленная форма вполне вытесняет другую, снабженную менее благоприятными признаками, неосновательно. Если мы воспользуемся числом возможных случаев для вывода, то теоретическая вероятность требует, чтобы равная сила (с одинаковым числом особей обеих форм) встречалась бесконечно редко, чтобы неравная сила с частичным вытеснением и неодинаковым числом особей составляла общее правило и, наконец, чтобы неравная сила с полным вытеснением одной формы встречалась довольно

редко. С этим расчетом истинное положение дела в растительном царстве находится в полнейшем соответствии, в особенности составляющее общее правило совместное нахождение разновидностей одного и того же вида и наиболее близких видов» (Нэгели, l. c., 163).

Можно думать, что в основании этих явлений лежит то обстоятельство, что соседние формы представляются сходными и с точки зрения их «силы», и поэтому одна не может окончательно вытеснить другую. Как бы то ни было, но полученный Нэгели вывод имеет очень важное значение в деле всего вопроса о происхождении видов. Он сам * воспользовался им для установления теории о происхождении видов, живущих обществами, и для доказательства положения, «что общественная жизнь более благоприятствует образованию видов, чем изолирование».

Из всего сказанного нами видно, как мало известны не только частные законы борьбы за существование, но даже и общие теоретические стороны вопроса об этом важном деятеле. Для того чтобы составить понятие о том, как мало подвинулся этот вопрос со времени выдвинутия его на первый план Уэллесом и Дарвином, следует обратить внимание на то, как мало изменилась соответствующая глава в новейших изданиях «Происхождения видов». Признавая, с одной стороны, крайнюю необходимость фактической разработки вопроса, которая должна лечь в основу дальнейших соображений, нельзя не согласиться, однакоже, что и теперь уже накопились данные, указывающие на иное значение борьбы за существование в деле происхождения видов, чем то, которое придал ему Дарвин, именно данные в пользу того, что успех в борьбе обусловливается внутренними, физиологическими свойствами, не необходимо совпадающими с систематическими признаками, а также — вышеприведенные данные Нэгели по вопросу о вытеснении.

---

* Du développement des espèces sociales в «Archives des sciences physiques et naturelles», 1875, стр. 211.



IX

Основы учения о естественном подборе.— Обзор фактических доказательств.— Факты, не объясняемые при помощи подбора.— Наклонность к одинаковой изменчивости.— Закон расхождения признаков не сводится целиком к действию подбора.— Совершенствование организации в связи с теорией подбора.— Определение масштаба совершенства. Прогресс, регресс и консерватизм в органическом мире

Из самого факта существования и сильного распространения борьбы в природе само собою вытекает, что в результате ее должны оказаться и победители и побежденные. Легко понять также, что первыми должны быть существа, наиболее приспособленные к данной обстановке, т. е. существа, обладающие какими-нибудь выгодными признаками, отсутствующими вовсе или же развитыми в более слабой степени у побежденных. В этих логически вытекающих из принципа борьбы за существование положениях заключается основа теории естественного подбора. Основа эта стоит так прочно, что вряд ли кто-либо сомневается в настоящее время в существовании естественного подбора или переживания наиболее приспособленных особей, как выражается Герберт Спенсер. Поэтому на первый план должен выступить вопрос о значении этого процесса в деле образования органических форм, о его роли в природе вообще и о способе его приложения к делу. Относительно этих капитальных пунктов мнения трансформистов очень расходятся, и в то время как Дарвин считает естественный подбор самой главной, хотя и не единственной причиной образования и изменения видов, Нэгели в конце концов приходит к заключению, что «в растительном

царстве не может быть речи о естественном подборе в дарвиновском смысле». Между этими крайностями помещается еще целый ряд промежуточных воззрений, как, например, мнение Вейсмана об ограничении роли подбора в деле прогрессивного развития животных форм и пр. (см. главу шестую).

Ввиду громадного теоретического значения естественного подбора, было бы в высшей степени желательно, чтобы обещанный Дарвином подробный трактат об этом вопросе появился сколь возможно скорее.[62] Как ни существенны и ни интересны многочисленные сочинения Дарвина, появившиеся после «Происхождения видов», но все же ни одно из них не в состоянии настолько выяснить его основных воззрений, как бы это могло сделать подробное исследование о естественном подборе, кардинальном пункте всей его теории. Сжатое и подчас лаконическое изложение не всеми одинаково понимается, вследствие чего очень часты недоразумения относительно очень важных пунктов (всего больше таких недоразумений встречается относительно принципа расхождения признаков). К тому же и фактические сведения о естественном подборе еще в высшей степени недостаточны, что с каждым днем ощущается все с большей силой.

Как ни трудно при указанных условиях ответить на поставленные выше основные вопросы по отношению к естественному подбору, тем не менее следует попытаться теперь же по возможности выяснить их. Обратимся с этой целью прежде всего к трудам самого Дарвина. Изложив (в четвертой главе «Происхождения видов») вытекающие a priori основные принципы естественного подбора, он останавливается на положении, что этот фактор подбирает и такие признаки, которые в глазах систематика имеют очень ничтожное значение. В подтверждение этого он приводит ряд фактов, тем более драгоценных, что, как я сказал уже выше, сведения наши в этом отношении еще чрезвычайно скудны. Прежде всего он указывает на подбор цвета, или на так называемое симпатическое окрашивание, т. е. на давно замеченный факт, что многие животные окрашены под

цвет окружающих предметов и что вместе с изменением цвета последних изменяется соответствующим образом и окраска животных; так, например, некоторые северные и альпийские формы зимою белы, летом же окрашены в другой цвет, более подходящий к цвету почвы, сухих листьев и т. п. Дарвин с полным правом сводит эти случаи к действию естественного подбора, так как симпатическая окраска, охраняя животное от враждебных взоров, дает ему перевес в борьбе за существование. Густав Егер собрал несколько фактов в подтверждение этого вывода, который в настоящее время оспаривается разве только самыми упорными антитрансформистами. Можно вообще сказать даже, что случаи симпатической окраски составляют главное фактическое доказательство действительности естественного подбора. *[63] Но в то же время они освещают и другую сторону вопроса. Известно (см. главу седьмую), что цвет составляет один из признаков, отличающихся сравнительно прочной наследственностью, и потому часто не стирается при скрещивании. Дарвин (Приruч. жив., II, 97, 98) собрал ряд случаев, где от разношерстых родителей получалось потомство, унаследовавшее окраску одного из родителей и никогда не представлявшее промежуточных цветов. Хотя такую форму наследственности Дарвин не считает общим законом, тем не менее, с помощью приведенных им же самим фактов, можно притти к заключению, что *в деле фиксирования симпатической окраски естественный подбор должен был получить значительную*

* Недавно Эймер описал темносинюю разновидность степной ящерицы, водящуюся на отделенных от острова Капри маленьких скалах (Фаральони). Он думает, что эта новая форма произошла под влиянием естественного подбора, так как синий цвет ящерицы на темносизых известковых скалах должен служить охраной от преследующих ее хищных птиц. Высказываясь, таким образом, в пользу теории подбора, Эймер в то же время заявляет себя и сторонником воззрений Нэгели и Аскенази о способности [организмов] изменяться в определенном направлении. Замечания его, с целью найти соглашение между обоими взглядами, достойны полного внимания.

помощь со стороны прочной наследственности цветов. В пояснение следует сопоставить два ряда фактов, на которые обращено внимание у Дарвина. В главе о естественном подборе он указывает на неудобство белого цвета для многих животных, вследствие чего во многих местах перестали разводить белых голубей; судя по словам Додэна, «цвет белых кроликов составляет большое неудобство, так как по его вине они более подвержены нападениям врагов и в светлые ночи могут быть замечены издалека» (Прируч. жив., II, 250). Отсюда понятно, что естественный подбор должен устранять белую окраску многих мелких животных, вследствие чего, например, белые мыши и крысы могут прожить только под покровительством человека. Все это доказательства в пользу действительности естественного подбора. В главе же о скрещивании мы читаем следующее: «Скрещивая белых и серых мышей, мы получаем не пегих или промежуточного оттенка потомков, но или чисто белых, или обыкновенных серых мышей; точно то же замечается при смешении белой и простой горлицы» (l. с., 97). И далее: «М-р Дуглас замечает: «я должен обратить внимание на одно странное обстоятельство: скрещивая черную породу бойцовых кур с белою, у вас родятся птицы обеих пород самого чистого цвета». Сэр Герон скрещивал в течение многих лет белых, черных, бурых и чалых ангорских кроликов и никогда не видал, чтобы цвета эти смешивались на одном животном, хотя часто все они проявлялись на разных особях того же помета» (l. с., 98). Размышляя с помощью этих данных о возможном способе происхождения симпатической окраски, мы убеждаемся в том, что эта окраска должна была появиться внезапно и затем фиксироваться посредством естественного подбора, которому нечего было бороться против нивелирующего, возвращающего к основной форме влияния скрещивания.[64]

Перейдем к другим фактическим доводам, приводимым Дарвином в пользу действительности и обширного распространения естественного подбора. У него собран ряд случаев, где цвет оказывал непрямое (как в случаях охранительной окраски),

а косвенное влияние на ход естественного подбора. Таким образом, в Виргинии только черные поросята выносят действие одного вредного корня; в Тарентино одни черные овцы не умирают от зверобоя; в Америке желтые и зеленые сливы противостоят болезни, которая уничтожает красные плоды, и пр. Во всех этих примерах цвет не играет никакой прямой роли; он находится только в косвенном соотношении с теми признаками, которые обусловливают победу. Но где же сами эти признаки? Ни в одном случае Дарвин их не перечисляет, вследствие чего оказывается, что они скрыты очень глубоко в организме, в том, что составляет конституциональную особенность его и что на первом плане связано с химическим составом и молекулярным сложением. Во всяком случае несомненно, что они не заключаются в каком-либо явно морфологическом признаке, служащем характерной особенностью расы или вида, потому что иначе они не могли бы ускользнуть от глаза всех наблюдателей. Вывод этот прямо подтверждается такого рода фактами (тоже сообщенными Дарвином), как, например, подбором горького миндаля и других пород, отличающихся противным вкусом (Прируч. жив., II, 252, 253), т. е. признаком не морфологического характера. В некоторых случаях сам Дарвин указывает на то, что естественный подбор действует «без всякой видимой причины», и вообще все приведенные им в обоих сочинениях примеры естественного подбора касаются признаков весьма маловажных или совсем ничтожных с точки зрения морфологии и систематики. Все это служит новым подтверждением общего вывода, приведенного в предыдущей главе, именно положения, что признаки, наиболее существенные в борьбе за существование и поэтому фиксируемые естественным подбором, не необходимо совпадают с признаками наибольшей морфологической важности.

У Дарвина мы не находим (если не говорить о трактате «О происхождении человека») попытки доказать прямым путем, помощью непосредственного рассмотрения фактов, приложимость и степень действия естественного подбора в применении

к какой-нибудь данной систематической группе. Но подобную попытку представил Уэллес в главе «Малайские Papilionidae, как иллюстрация естественного подбора».[65] В этой главе, обнаруживающей весь талант ее автора, сообщено много в высшей степени интересных и важных фактов относительно изменяемости дневных бабочек на различных пунктах Малайского архипелага. Особенно замечательны в этом отношении Papilionidae острова Целебеса, большая часть видов которых отличается серпообразной формой верхних крыльев и крутым загибом основной части верхнего края их. Рассматривая подробнее относящиеся сюда факты, Уэллес приходит к заключению, что данные изменения должны были обусловить усиленный полет или способность быстро поворачивать на лету и тем принести пользу бабочкам в борьбе за существование. Сводя, таким образом, основную местную особенность папилионид Целебеса к действию естественного подбора, Уэллес приходит к заключению, что на этом острове должны водиться какие-нибудь насекомоядные птицы, сильно преследующие дневных бабочек. «Но замечательно, — говорит он, — что большая часть родов ловящих на лету насекомоядных птиц, свойственных Борнео, Яве и Молуккским островам, почти вовсе отсутствует на Целебесе». Вместо них на этом острове водятся птицы, поедающие гусениц. «Хотя мы не имеем положительного доказательства, — продолжает Уэллес, — чтобы эти птицы преследовали бабочек на лету, но в высшей степени вероятно, что они прибегают к этому в случаях недостатка в другой пище». Таким образом, попытка объяснить действие естественного подбора не привела к удовлетворительному результату, что чувствует и сам Уэллес, как видно из его дальнейших слов: «*как бы то ни было*, фауна Целебеса несомненно в высшей степени своеобразна во всех отношениях, о которых мы имеем сколько-нибудь точные сведения; хотя мы и *не в состоянии удовлетворительно показать, как получился этот результат*, но, я думаю, вряд ли можно сомневаться в том, что замечательное изменение крыльев столь многих бабочек этого острова есть следствие сложного

взаимодействия всех живых существ в их борьбе» и т. д. (201). При дальнейшем изложении несостоятельность естественного подбора выступает с еще большей резкостью. Вслед за приведенным местом Уэллес говорит: «однакоже и это гипотетическое объяснение оказывается недостаточным для других случаев местных изменений». Он приводит ряд случаев, непонятных с точки зрения теории подбора, и в результате приходит к заключению, что «климат и другие физические причины производят иногда очень сильное влияние по отношению к изменению формы и окраски и тем прямо содействуют произведению бесконечного разнообразия в природе» * (203).[66] Отсюда ясно, что малайские Papilionidae, свидетельствуя, с одной стороны, в пользу естественного подбора (в особенности по отношению к случаям подражательных форм и цветов), с другой стороны, указывают на то, что роль этого фактора недостаточна для объяснения всех или даже большей части форменных изменений.

Итак, ближайшее знакомство с фактами, приведенными в пользу естественного подбора обоими основателями этой теории, показывает, во-первых, что в случаях, где действие этого фактора наиболее ясно и несомненно, на подмогу ему явилась прочная наследственность (в деле охранительной окраски); во-вторых, что естественный подбор нередко влияет на признаки, более скрытые, чем те, которые составляют морфологические особенности рас и видов, и, в-третьих, что именно эти последние особенности не могут быть всегда сведены к действию естественного подбора.

Со времени выхода в свет сочинения «О происхождении видов» и особенно со времени издания Дарвином его специального трактата об опылении орхидейных при помощи насекомых, было обращено особенное внимание на взаимные отношения растений и насекомых и на участие в этом деле естественного

* Это положение было фактически доказано Дорфмейстером и затем подтверждено и распространено далее Вейсманом в исследовании, о котором будет сказано еще в следующей главе настоящего очерка.

подбора. В результате многочисленных и в высшей степени остроумных исследований получилось, что посещение большинства цветковых растений многими насекомыми доставляет пользу как тем, так и другим: растения пользуются насекомыми как средством для перенесения цветочной пыли с одного цветка на другой, насекомые же извлекают из растений пищу. Ввиду этой обоюдной выгоды установились сложные отношения, всего легче объяснимые при помощи теории естественного подбора.

С этой точки зрения понятно как удлинение хобота многих бабочек, питающихся скрытым в глубине цветка нектаром, так и соответственное удлинение самых цветов для охранения сока от других менее полезных или вредных насекомых. Вообще с помощью теории победы в борьбе за существование цветов и насекомых, наиболее приспособленных друг к другу, объясняется происхождение целого ряда особенностей как тех, так и других. Но, спрашивается: насколько проникают полученные таким образом признаки в глубину организации растений и животных, какова роль этих признаков в деле систематики? Попытаюсь ответить на этот капитальный вопрос с помощью фактов, собранных Германом Мюллером, ученым, проникнутым дарвинизмом и в то же время замечательным своей добросовестностью, солидностью и ученостью.

Самый замечательный пример приспособлений цветка к устранению самоопыления и к перенесению пыли посредством насекомых представляет семейство орхидейных, на которое поэтому и было обращено особенное внимание Дарвином и его последователями. В нем мы встречаем растения, устройство цветка которых допускает участие в опылении только некоторых немногих насекомых, исключая всех остальных представителей этого обширного класса. Так, например, Cypripedium calceolus оплодотворяется пылью, переносимою пятью видами одного рода пчел. Мюллер наблюдал целый ряд других насекомых, пытавшихся конкурировать с ними, но погибавших в этой борьбе. Ввиду такого резкого примера специального

приспособления, можно бы думать, что свойство это должно встречаться и у соседних видов. Между тем оказывается, что Cyprip. barbatum оплодотворяется при помощи мух, т. е. насекомых, отличающихся очень сильно от пчел именно устройством пищеприемных органов. Третий вид (C. caudatum) пользуется для этой цели даже улитками, по предположению Дельпино. Но этого мало. Среди орхидейных есть и такие, которые, несмотря на сложность цветка, могут оплодотворяться при помощи насекомых из самых различных отрядов и поэтому с весьма разнообразными пищеприемными органами. Так, например, у Listera ovata цветочная пыль переносится перепончатокрылыми и жуками, у Herminium monorchis — перепончатокрылыми, мухами и жуками, у Orchis latifolia — перепончатокрылыми и мухами и т. д. Я брал до сих пор примеры из семейства, представляющего крайнюю степень сложной приспособляемости и специализирования цветка, где поэтому следовало бы ожидать всего больше соответствия между устройством растения и насекомого. Семейство мотыльковых растений также в высшей степени замечательно устройством цветка и приспособлениями его к перенесению пыли насекомыми, но и тут участниками являются не только разнородные пчелы, но и мухи, бабочки, жуки и даже, по мнению некоторых, кузнечики.

Если мы обратимся к насекомым, то и тут увидим, что приспособляемость их не заходит в глубь морфологической организации, т. е. что даже из наиболее специализированных к сосанию растительных соков форм приспособляются к растениям из самых разнородных групп. В этом отношении всего больше внимания обращают на себя бабочки как насекомые, которые в состоянии гусеницы, несмотря на отсутствие специальных приспособлений пищеприемных органов, тем не менее исключительно питаются листьями одного только вида. Что же показывают факты? Оказывается, например, что крапивная многоцветница, самое название которой уже свидетельствует об исключительной пище гусениц, в состоянии бабочки извлекает соки из растений с самыми разнообразными цветами, например

из фиалок, ивы, из различных мотыльковых, сложноцветных и т. д. Капустница, гусеницы которой поедают листья капусты, сосет сок из двадцати семи видов растений, принадлежащих к различным семействам. Я не стану увеличивать числа примеров и отсылаю желающих сделать это к сочинению Г. Мюллера,* в конце которого приложен как список растений с означением посещающих их насекомых, так и список последних с указанием на растения, дающие им пищу.

Быть может, скажут, что нечего и искать систематического значения в устройстве таких частей, как цветы и органы пищеварения. Но факты говорят нам прямо противоположное. Двусемядольные растения делятся на подклассы именно на основании устройства цветка (раздельнолепестковые и сростнолепестковые), но только важнейший в систематическом отношении признак (раздельность или сращение лепестков) не играет роли в деле применения к насекомым, как это вытекает из многочисленных исследований новейших ученых. В этом отношении имеют особенное значение, наоборот, такие признаки, которые в деле систематического родства оказываются всего менее важными. Так, например, лесная мальва (Malva sylvestris), отличающаяся крупным и ярче окрашенным венчиком, легко кидающимся в глаза, посещается тридцать одним видом насекомых, тогда как ее ближайшая родственница, круглолиственная мальва, или калачик (M. rotundifolia), имеющая в сущности сходный цветок, но только с маленьким бледным венчиком, посещается всего только тремя видами семейства пчелиных. То же самое видим мы и по отношению к насекомым. С морфологической точки зрения тот факт, что сосательная трубка бабочек составляет видоизменение нижней челюсти, а трубка мух — видоизменение нижней губы, имеет в высшей степени важное значение, между тем как с точки зрения добывания соков он ничего не значит сравнительно с большей или меньшей длиной трубки. Таким образом, некоторые растения с очень

* Die Befructung der Blumen durch Insecten, Leipzig, 1873

глубокими цветами дают пищу только таким бабочкам и мухам, которые отличаются особенной длиной сосательного хоботка и т. д.

На предыдущих страницах я старался показать, что главнейшие факты, доказывающие существование естественного подбора, в то же время указывают на недостаточность одного этого фактора для объяснения суммы систематического родства организмов. Имея в виду эту основную точку зрения, я приступаю теперь к рассмотрению теоретических положений Дарвина относительно основных законов естественного подбора.

«Естественный подбор, — говорит Дарвин (98), — должен быть в состоянии влиять и изменять организмы на всех возрастах, накопляя полезные для каждого периода жизни изменения, которые (по закону наследственности) должны унаследоваться в соответствующем возрасте». Таким образом, мы видим, например, что систематическая[66а] окраска, находящаяся под несомненным влиянием естественного подбора, бывает свойственна не только взрослым животным, но и их личинкам (например, у многих бабочек) и даже яйцам (у многих птиц). Сопоставляя это положение с основным догматом дарвинизма, по которому подбор составляет результат усиленного перенаселения («размножения в геометрической прогрессии»), нужно бы думать, что он всего сильнее действует на яйца, потом на личинки и, наконец, уже на взрослые организмы. Если сравнивать население какой-нибудь местности, то непременно окажется, что большинство населения составят личинки и вообще молодые возрасты. Это есть прямой результат основного закона размножения организмов. Известно также, как общее правило, что смертность больше в личиночном возрасте, чем в зрелом (не относя сюда, разумеется, смертности от старческого изнурения, как не идущей к делу). Из тысячи миллионов личинок многих животных с длинным и сложным развитием взрослого возраста достигают всего только десятки, много сотни особей. Усиленная смертность детей в первые дни и годы их жизни настолько общеизвестна, что я считаю излишним

приводить числовые данные. Большая смертность указывает и на усиленную борьбу за существование. По отношению к человеку это может показаться парадоксом, но тем не менее и он не составляет исключения из общего правила. Борьба в активной форме или даже настоящая конкуренция, т. е. борьба из-за куска хлеба, неприложима к детскому возрасту, наиболее подверженному смертности, но с точки зрения дарвинизма на первый план выступает борьба за жизнь, т. е. в данном случае соперничество в деле перенесения невзгод при прорезывании зубов, развитии черепа, нечувствительности к заразам и т. п. Эта менее заметная и чисто пассивная борьба имеет, однакоже, бо́льшую силу, чем активная. Шансы смертности в борьбе при прорезывании зубов гораздо больше, чем на войне при употреблении самых смертоносных оружий.

Сопоставляя все эти данные и подставляя результат к основному положению дарвинизма, что если не все, то большое большинство видов получилось в силу действия подбора, можно притти к заключению, что видовые признаки должны быть всего резче обозначены на яйцах, потом на личинках и затем только на взрослых особях. Факты говорят прямо противоположное. Хотя не подлежит сомнению, что яйца многих животных носят на себе очень резкие видовые отличия, но этого нельзя поставить общим правилом и, главное, его невозможно распространить на личинок. В последнее время и особенно последователями Дарвина было обращено большое внимание на факт, что многие, во взрослом состоянии очень несходные животные в личиночном возрасте в высшей степени похожи друг на друга. Факт этот особенно резок и поразителен в классе ракообразных, самые разнородные члены которого бывают в личиночном состоянии более похожи друг на друга, чем два соседних рода или даже вида взрослых животных. Во избежание недоразумений следует заметить, что личинки эти ведут вполне независимую и самостоятельную жизнь и потому во всех отношениях предоставлены открытой борьбе за существование, что обнаруживается у них некоторыми приспособлениями,

служащими для охраны от врагов и пр. Необходимо указать еще на то, что многочисленность личинок составляет уже само по себе обстоятельство, благоприятствующее, по мнению Дарвина, естественному подбору, так как чем больше особей, тем больше индивидуальных изменений, а следовательно, и материала для подбора.

Высказанные соображения приводят к выводу, что крупные факты действительной жизни органической природы не вяжутся с основными положениями теории подбора. Для большего подкрепления вывода я обращусь к частному примеру, который, мне кажется, представляет особенные удобства. В богатом формами классе насекомых существует одно семейство, члены которого живут во взрослом состоянии вообще очень недолго, иногда всего только несколько часов. Ввиду этого они совершенно лишены возможности принимать пищу и их ротовые органы недоразвиты. Кратковременная жизнь этих поденков (Ephemeridae) идет исключительно на отправление процессов, связанных с размножением. Личиночное же состояние их, продолжающееся по крайней мере около года, проводится в такой же борьбе за существование, как и у других насекомых. Ввиду подобного существенного отличия в жизни взрослого животного от его личинки, естественный подбор должен быть направлен в очень различные стороны у обоих возрастов. По отношению к взрослой форме он может действовать только на моменты, имеющие значение в деле размножения, например, на органы для нахождения и схватывания самки и т. п. Многочисленные потребности, из-за удовлетворения которых борются другие животные, у взрослых поденков отсутствуют, и потому естественный подбор с этой стороны не получает точки опоры. Вся его сила должна сосредоточиться на личинках, подчиненных ему со всех сторон.[67]

С точки зрения теории подбора нужно думать, что, ввиду отсутствия многих моментов борьбы за существование, видовые и родовые, или вообще систематические признаки должны быть несравненно более развиты у личинок, нежели у взрослых

поденков, что последние должны сводиться к общему уровню, подобно тому как паразитические представители очень многих групп животных (червей, паукообразных, ракообразных) получают во взрослом состоянии общую червеобразную форму. В действительности же этого нет. Вообще говоря, отличия между личинками не резче тех, которые отличают взрослых животных; если в этом отношении и существует какая-нибудь разница, то она не может быть значительною, иначе на нее было бы уже обращено внимание. Чем же объясняются отличия взрослых поденков, которых насчитывают около двухсот видов? Как ни различны у них органы, имеющие значение в деле размножения (например, глаза и хватательные отростки самцов), но ими далеко не исчерпываются отличия между родами и видами. Не выходя из пределов теории подбора, можно предположить, что, быть может, признаки взрослых форм находятся в прямой зависимости или соотношении с признаками личинок, всецело подчиненных подбору. Объяснение это действительно может быть приложено, но только к немногим случаям. С помощью его можно объяснить, например, более расширенную форму тела некоторых поденков, различное число суставов плюсны на ногах и т. п., но ко многим признакам эта точка зрения неприменима. Многочисленные отличия крыльев, окраски, устройства хвоста и др. не поддаются объяснению с помощью теории естественного подбора. Поденки водятся обыкновенно большими обществами и вообще настолько характерны, что не могут помощью какого-нибудь частного изменения укрыться от преследований. Особенности их крыльев и хвоста большей частью такого рода, что на полет влияния оказывать не могут. Половой подбор, применяемый Дарвином ко многим фактам, не объяснимым посредством естественного, в данном случае тоже не может быть приложен. Самки, во всех случаях более малочисленные, уже потому не могут совершать подбора, что они всегда снабжены менее развитыми глазами, чем самцы, большие же глаза оказываются последним необходимыми только для того, чтобы распознать самку; о подборе со стороны

самцов не может быть и речи, ввиду их очень значительной многочисленности сравнительно с самками. Если, следовательно, для того только, чтобы отличить самку, нужны большие, нередко двойные глаза, то что же может отметить для подбора самка со своими маленькими и никогда не двойными глазами? Нужно заметить, что половые сношения совершаются на лету, когда даже опытный глаз натуралиста нередко не может распознать не только вида, но и рода летающих поденков.

Убеждаясь в том, что видовые признаки могут образоваться в случаях, где сфера естественного подбора в высшей степени стеснена, является вопрос, насколько распространено в природе подобное образование? Дать вполне научный ответ в настоящую минуту не представляется никакой возможности, подобно тому как нельзя доказать и многого относительно положительной стороны естественного подбора. Ответ на вопрос о границах этого фактора и о признаках, образующихся помимо него, может составить цель исследования целого поколения ученых; но именно ввиду этого, может быть, не бесполезно указать на такие моменты, которые, повидимому, не подчинены или не вполне зависят от естественного подбора.

Из среды самых низших организмов, составляющих переход между животным и растительным царствами, известны целые группы существ, тело которых, состоящее большею частью из простого комка живого вещества, снабжено раковиною и другими весьма разнородными твердыми образованиями. Между тем как живая часть тела, так называемая протоплазма, представляется в высшей степени однообразной у самых различных родов и видов этих существ (называемых корненожками), твердые части их оказываются, наоборот, настолько различными, что только с их помощью возможно определение форм. Нужно заметить, что этот класс корненожек есть самый древний на земле и что, следовательно, со стороны живучести и нечувствительности к переменам внешних условий он превосходит все остальные организмы; в нынешних морях живут виды, сохранившиеся со времен триасовой и меловой формации. При этих

условиях можно думать, что естественный подбор должен иметь очень слабое приложение к таким простым и нечувствительным организмам, которые тем не менее представляют нам большое количество родов и видов. Какими же признаками отличаются виды этих животных? Вообще говоря, очень несущественными, хотя и явственными отличиями скелета. Возьмем пример на пробу. В роде Euglipha, по новейшим исследованиям, отличают три вида, признаки которых следующие: 1) «E. ampullacea. Раковина бутылковидная с шестиугольными пластинками, расположенными в 24 ряда и с отверстием, окруженным 12 зубцами с двойными насечками». 2) «E. alveolata. Раковина яйцевидная, с восемью рядами шестиугольных пластинок и с отверстием, окруженным восемью мелко зазубренными зубцами». 3) «E. globosa. Форма шарообразная; шестиугольные пластинки часто бывают разделены посредством маленьких пластинок. На раковине находится маленькое горлышко с двумя выемками». Можно насколько угодно увеличить число подобных примеров, так как почти все видовые признаки корненожек сходны по существу с только что приведенными. На первом плане являются непременно мелкие особенности раковины, игол или других скелетных образований. Но какое же значение могут иметь подобные признаки в деле борьбы за существование? Неужели же присутствие двадцати четырех рядов пластинок вместо восьми может дать перевес одному виду перед другим и сделаться предметом фиксирования посредством естественного подбора, который во всех существенных чертах не изменил корненожек, начиная с самых древнейших времен существования организмов на земле, и который допустил самое обширное географическое распространение, какое только известно по отношению к живым существам?

Факт, на который я обращаю внимание, именно ничтожность в борьбе за существование многих признаков, служащих отличительными признаками видов, не составляет частного случая, выхваченного из всей суммы фактов. Все специалисты, занимавшиеся определением животных, должны быть знакомы с

этим. Особенно важную роль играют в систематике именно твердые образования, самые ничтожные особенности которых служат для распознавания видовых форм. В этом отношении чрезвычайно важные результаты дают раковины мягкотелых. Между ними, с очень постоянными формами, мы встречаем другие, отличающиеся поразительным богатством видов и разновидностей. Нередко самые маленькие океанические острова, отдельные скалы, выдающиеся из моря, содержат особые, им исключительно свойственные виды улиток, отличительные признаки которых заключаются, однакоже, в весьма ничтожных особенностях формы и цвета раковин. В этом отношении особенно подробно изучены улитки Мадерского архипелага, состоящего из двух больших и нескольких маленьких островов. Каждый из них имеет свою особенную фауну улиток, несмотря на то, что условия борьбы за существование последних на всех островах чрезвычайно сходны. Многие виды представляются подобными, вследствие чего их и считают викарными, т. е. заменяющими друг друга на данном острове. Легко допустить, что такие виды произошли от одного общего родоначальника, но нет возможности, на основании существующих данных, приписать их образование действию естественного подбора.

Подобный же результат получается и при изучении видовых особенностей многих насекомых. Некоторые формы их отличаются микроскопическим устройством чешуек, которые сами по себе уже чрезвычайно малы. Так, например, у Seira domestica чешуйки покрыты фигурками, похожими на запятые; у другого вида S. Buskii эи фигурки удлиняются и получают форму длинных восклицательных знаков и пр. Для многих видов присутствие лишнего сустава на усиках составляет уже важный отличительный признак. Особенно же часто видовые признаки выражаются детальными отличиями расположения жилок на крыльях.

В статье «Антропология и дарвинизм» («Вестник Европы», 1875, стр. 192 и др.) были приведены подобные же примеры относительно класса губок и также относительно расовых

отличий человека. Все факты, вместе взятые, убеждают не только в существовании, но и в обширности распространения таких особенностей, которые образовались независимо от естественного подбора. Сам Дарвин признает возможность подобного происхождения признаков, что видно из следующих слов его: «Изменения, не приносящие ни пользы, ни вреда, не затрагиваются естественным подбором; они или остаются непостоянными, как это, быть может, имеет место у так называемых полиморфных видов, или же, наконец, *фиксируются вследствие природы организма или природы окружающих условий*» (92). Различие воззрений заключается только в том, что Дарвин считает подобные случаи исключениями из общего правила, на которые он поэтому и обращает очень мало внимания, тогда как в действительности они составляют явление весьма распространенное и крупное. Как одно из доказательств может быть приведено изменение взгляда Дарвина на способ действия естественного подбора. В первом и нескольких последующих изданиях «Происхождения видов» он считал достаточными одни простые индивидуальные изменения, для того чтобы подбор уже мог вступить в силу. Но в 1867 г. в одном английском обозрении появилась статья, изменившая это основное воззрение Дарвина. В ней было показано, что если измененная особь окажется особенно выгодно одаренной сравнительно с неизмененными основными формами, то все же она будет иметь очень мало шансов преодолеть и вытеснить последние.[67a] «Если, например, — говорит Дарвин (104), — какая-нибудь птица в состоянии облегчить себе добывание пищи посредством сильно изогнутого клюва, и если предположить, что в среде данного вида народился один индивидуум с подобным клювом и вследствие того оказался более сильным и крепким, то все же вероятность в пользу того, что одна эта особь вытеснит основную породу и заменит ее новой, будет чрезвычайно мала. Но, судя по тому, что совершается в состоянии одомашнения, нет никакого сомнения в том, что этот результат был бы достигнут в случае, *если в течение многих поколений сряду сохранялось бы большое*

число особей с более или менее загнутым клювом»... И далее: «Вряд ли можно также сомневаться в том, что *наклонность изменяться одинаковым образом часто бывает до того сильна, что все особи одного и того же вида сходно изменяются без помощи какой-либо формы подбора»*. Таким образом, *для того, чтобы естественный подбор мог начать действовать, недостаточно простых индивидуальных уклонений*; *для этого необходимо, чтобы предварительно целая сумма особей изменилась сходным образом, или, другими словами, чтобы перед началом действия подбора помимо него уже сложилась определенная раса.*

Главными результатами естественного подбора являются, по мнению Дарвина (см. выше, главу пятую), расхождение признаков и совершенствование организации. «С помощью этих принципов,— говорит он (146),— может быть объяснена как природа сродства, так и вообще явственные отличия бесконечного числа организмов на земной поверхности».

Первый из этих принципов особенно важен потому, что он указывает на пользу изменяемости вообще. Расхождение признаков является в результате перенаселения как средство, уменьшающее борьбу и дающее возможность просуществовать рядом такому количеству особей, какое бы не было в состоянии продержаться помимо него. «Но как же, спрашивается,—говорит Дарвин (125),— может быть приложим этот принцип к природе? Я думаю, что он в высшей степени успешно может быть приложен и действительно прилагается в силу того, что чем более расходятся потомки одного вида в строении, конституции и образе жизни, тем более они будут способны занять много и притом самых различных мест в природе и вследствие этого окажутся в состоянии размножиться в большем числе». Таким образом, если данный вид дошел уже до наибольшей густоты населения, то те члены его окажутся наиболее одаренными, которые будут в состоянии приспособиться к жизни при новых условиях; так, например, по отношению к животному, водящемуся

на земле, это будут особи, способные поселиться на деревьях, в подземных гротах и т. п. Если принцип расхождения действительно имеет столь существенное значение в деле образозования новых форм, как думает Дарвин, если он в самом деле, составляя главный постулат естественного подбора, играет первостепенную роль в природе, то следует ожидать, что в общих чертах сила его, проявляющаяся в образовании разновидностей и видов, должна итти параллельно с силой перенаселения органических видов. Чем больше число особей данного вида скучено на одном пространстве, тем сильнее конкуренция между ними и, следовательно, тем больше поводов и приложения может иметь расхождение признаков. В предыдущей главе уже было показано, что организмы, особенно часто подверженные перенаселению, как, например, пресноводные растения и обитатели океанических островов, отличаются чрезвычайной видовой прочностью и нередко представляют собою остатки населения, родичи которого на материках давно уже вымерли.[68] Факты эти имеют тем большее значение, что, рядом с ними, мы знаем, что как пресноводные бассейны,* так в особенности и океанические острова подвергались вторжению чужеземных видов, которые оказывались способными поселяться на местах, занятых уже прежним густым населением, и даже нередко вытеснять последнее. Выше уже было упомянуто об общем явлении, на котором несколько раз останавливается и Дарвин, именно о вытеснении туземной фауны и флоры океанических островов пришельцами с материков. Оно показывает, между прочим, что закон расхождения признаков не был достаточно силен, чтобы должным образом изменить и приспособить туземных обитателей. Дарвин объясняет вытеснение животных и растений островов их слабостью в борьбе за существование срав-

* Особенно замечательный пример вторжения водяного растения представляет Elodea canadensis. Завезенное случайно в 1842 г. в Шотландию, растение это быстро распространилось оттуда в Англию, Нидерланды и Пруссию, где оно расплодилось в такой степени, что запрудило каналы и тем затруднило судоходство и рыболовство.

нительно с более крепким населением материков. Но и последние представляют нам нередко примеры внедрения чужеземных форм. Многие европейские растения расплодились в Северной Америке в такой же степени, как и на своей родине; наоборот, в Европе поселились растения, перевезенные из Америки. Судя по де-Кандолю (Geogr. bot., 796), «Старый Свет получил более видов от Нового, чем последний от первого», что произошло, несмотря на большее протяжение материка и большее разнообразие обитателей Старого Света.

К приведенным в предыдущей главе примерам прочности видовых форм, несмотря на частое перенаселение, может быть, ввиду важности предмета, прибавлено еще несколько аналогических фактов. Соляные лужи представляют собою весьма резкий пример замкнутой области со специфическим населением. Многие из них населены почти исключительно одним видом животных, именно ракообразным Artemia salina, которое водится в громаднейшем числе особей. При быстром и постоянном размножении животное это очень часто достигает предела густоты населения и потому должно подвергаться сильной борьбе за существование. Все это данные, заставляющие предполагать усиленное участие естественного подбора вообще и закона расхождения признаков, в частности. Между тем оказывается, что A. salina принадлежит к числу в высшей степени постоянных распространенных видов.[69] Теми же свойствами отличается и состоящий из двух видов род Apus, пресноводный представитель очень древней группы класса ракообразных.

Итак, перенаселение во многих случаях может не сопровождаться изменяемостью. Теперь спрашивается: будет ли последняя вообще итти параллельно с густотою населения? Относительно животных известно, что большая часть разновидностей бывает местная, что, например, каждый остров одного архипелага весьма часто имеет специально ему присущие разновидности животных из самых различных систематических групп. Явление это составляет очень распространенное и хорошо известное общее правило; оно указывает на то, что главные

случаи изменяемости не вяжутся с основным принципом расхождения признаков, который должен изменять формы смежные, обитающие на том же самом острове, с целью дать им возможность заселить незанятые до тех пор среды.

Всего бóльшую изменчивость представляют виды наиболее распространенные, как это заметил сам Дарвин. Явление это он ставит в зависимость от различия физических условий и еще более — от конкуренции с разнородными организмами. При этом, очевидно, момент расхождения признаков отодвигается на задний план, тем более что различие организации тут является помимо и раньше него. «Факты показывают далее,— говорит Дарвин,— что и в определенно ограниченной области те виды дают всего больше разновидностей, которые встречаются в наибольшем числе особей и которые в пределах их собственной страны всего более распространены» (67). В случаях этой категории роль расхождения признаков выступает на более видный план, но зато сами эти случаи встречаются реже, нежели явления первой категории фактов изменчивости. Для того чтобы проверить эти положения, я пересмотрел находящиеся у меня под руками две энтомологические монографии: 1) сочинение Фишера о европейских прямокрылых и 2) монографию эфемерид Итона. Из прямокрылых некоторые живут обществами и скопляются нередко в громадном количестве экземпляров; таковы прусаки, тараканы и саранча. Виды эти не дают, однакоже, постоянных разновидностей. Всего большей изменяемостью в среде прямокрылых отличается Stenobothrus variabilis, у которого описано семь разновидностей. Вид этот, очень распространенный по всей Европе, нигде не встречается, однакоже, такими массами, как их вышеупомянутые родичи. Из эфемерид некоторые виды встречаются в громадном количестве экземпляров, образуя собою тучи, похожие на массы летающей саранчи; хотя они во взрослом состоянии почти не подлежат действию естественного подбора (см. выше), а следовательно, и принципу расхождения признаков, тем не менее животные эти в личиночном состоянии подчинены тем же законам, как и остальные на-

секомые, а личинки их скопляются в громадном количестве. Из монографии Итона оказывается, что ни один из видов, которым свойственно такое скучение массами, не дает разновидностей, тогда как последние встречаются в роде, отличающемся несравненно меньшим количеством особей, в роде с очень обширным географическим распространением...

Вопрос о роли принципа расхождения признаков должен быть подвергнут подробному и тщательному разбору в указанном направлении. На основании сказанного можно, однако, уже теперь высказать в виде предположения, что принцип этот не составляет до такой степени существенного фактора, каким он представляется в глазах дарвинистов; иначе результаты его не прикрывались бы так часто, как это мы видим в действительности.[70]

Второй основной результат естественного подбора составляет, по мнению Дарвина, принцип совершенствования организации, или прогрессивное развитие органической жизни. Принцип этот имеет столь важное и разностороннее значение, что я считаю необходимым остановиться на нем дольше, чем на принципе расхождения признаков.

В предшествовавших главах было упомянуто, что, подобно Ламарку, некоторые новейшие трансформисты признают существование особого, присущего организмам, стремления к прогрессивному развитию, в силу которого виды могут изменяться независимо от естественного подбора и других видообразовательных моментов. Учение о прогрессе в органическом мире сильно распространилось как в среде зоологов и ботаников, так особенно и между геологами, вследствие чего Дарвин счел себя обязанным выяснить отношение этого момента к основному принципу его теории. Начиная трактат об этом предмете, Дарвин, подобно всем писавшим о прогрессивном развитии органического мира, предуведомляет читателя, что самое понятие о прогрессе животных и растительных форм до крайности неопределенное и темное. Самым лучшим мерилом

прогресса он признает, следуя ф. Бэру, «степень обособления различных частей одного и того же животного в зрелом возрасте и специализирования их к различным отправлениям, или степень полноты разделения труда, как сказал бы Мильн-Эдвардс» (138). Признавая, таким образом, существование принципа прогресса в органическом мире, Дарвин целиком сводит его к действию естественного подбора, основываясь на соображении, «что специализирование органов, поскольку они при этом лучше исполняют свою роль, полезно для организма». Он отвергает, чтобы, помимо естественного подбора, существовало особенно присущее организмам стремление совершенствоваться, так как против этого говорят случаи возвратного, регрессивного развития паразитических и некоторых других форм. На вопрос, усовершенствовался ли органический мир по мере развития его в течение геологических эпох, Дарвин дает утвердительный ответ, хотя и высказывается более чем осторожно, почти с явным сомнением. «По теории естественного подбора, — говорит он (413), — новые формы должны стоять выше прежних не только в силу победы в борьбе за существование, но еще и вследствие дальнейшего шага в деле специализирования органов. Но так ли это в действительности? Значительное большинство палеонтологов ответило бы утвердительно. *Ответ этот должно, повидимому, считать истинным, хотя его и трудно доказать как следует*».

Некоторые натуралисты раньше Дарвина и независимо от теории трансформизма пытались разобрать вопрос о прогрессивном развитии органического мира на земле. После первых же опытов они убедились, что сделать этого невозможно при сохранении мерила совершенствования, предложенного ф. Бэром. Бронн, написавший всего более подробный трактат о занимающем нас вопросе, пришел к тому убеждению, что совершенствование организации есть явление настолько сложное, что с помощью одного масштаба измерено и определено быть не может. Ввиду этого он установил шесть основных моментов совершенствования, из которых самым главным он признал

все же принцип «обособления (дифференцирования) отправлений и органов». На второй план он поставил момент уменьшения числа сходных частей в целом. Таким образом, уменьшение числа зубов у позвоночных, числа органов дыхания у них же, числа ног у многоножек и крыльев у мух составляет, по мнению Бронна, признаки совершенствования, или прогресса, организации.[71] Вслед за этим он ставит момент сосредоточения отправлений и органов в определенных частях тела (например, сращение лепестков венчика, сосредоточение нервной системы в головогруди краба или органов движения на груди насекомых и пр.), централизацию органов, переход их снаружи внутрь и увеличение объема частей и целого как признаки дальнейшего совершенствования. Следует заметить, однакоже, что сам Бронн придает последним трем принципам сравнительно ничтожное значение, напирая главным образом на первые три момента. В этом отношении он сходится с философом Гербертом Спенсером, который независимо от Бронна, хотя и позже него, пришел к тому выводу, что прогресс заключается в ряде обособлений, сменяющихся следующим за ним сосредоточением и слиянием отдельных частей в общее целое.

Ввиду важности вопроса, а также ввиду влияния, которое оказало в науке учение Бронна о прогрессе, необходимо остановиться с целью выяснить наше собственное отношение к двум главным определениям прогресса (с одной стороны, определение Бэра и Дарвина, с другой — Бронна и Г. Спенсера).

Еще Бэр заметил, что, измеряя совершенствование предложенным им масштабом, необходимо притти к заключению, что многие насекомые и головоногие выше, совершеннее рыб — вывод, резко противоречивший общераспространенному убеждению. Идя дальше в этом же направлении, нужно было признать и другие, еще более парадоксальные выводы, например, что череп рыб совершеннее черепа птиц, млекопитающих и человека, что организация ракообразных выше, чем насекомых, что двустворчатая раковина совершеннее одностворчатой и т. д.

Для устранения подобных парадоксов, не вязавшихся с более основными воззрениями, необходимо было ограничить применение масштаба ф. Бэра введением нового принципа. Последний нашли в процессах уменьшения и слияния сходных частей, т. е. в принципе интеграции Спенсера, или (что то же) во втором и третьем моментах прогресса Бронна. Основания этого воззрения до крайности просты и очевидны. Так как всеми признано, что млекопитающие и птицы — самые высшие позвоночные, то и череп их должен быть выше черепа рыб. То же самое получается и при сравнении насекомых с другими суставчатыми и суставчатоногими. В черепе млекопитающих меньше костей, чем в черепе рыб, у насекомого меньше ног, чем у ракообразных и многоножек, следовательно, уменьшение числа костей и ног в данных случаях или, обобщая, уменьшение числа сходных, одноименных органов должно составлять признак прогресса. Ни Бронн, ни Герберт Спенсер не показали, куда приводит последовательное приложение их принципа. Попробуем сделать это. Сращение костей черепа не останавливается на тех степенях, какие мы встречаем у человека и млекопитающих. У птиц оно достигает наибольшей степени, и у малоголовых идиотов и стариков оно идет дальше, чем у нормально развитого взрослого человека. Слияние суставов, свойственное насекомым, развито между ними всего в большей степени у кошенилей, т. е. у низших представителей класса, по обычным понятиям. Слияние суставов в общее целое, благодаря которому Бронн и его последователи ставят пауков выше скорпиона, делает еще шаг дальше у чесоточных зудней и других паразитических паукообразных, считаемых обыкновенно низшими членами всего класса, и т. д. То же самое видим мы и относительно ног и ротовых органов. Как те, так и другие развиты в наименьшей степени у низших представителей суставчатоногих, у которых их столько же, сколько и у позвоночных (у паразитических зудней Phytoptus две пары ног, а у дафний столько же пар челюстей). Приведенных примеров достаточно, чтобы убедиться в том, что, применяя принцип интеграции во всей его последовательности,

не делая произвольной остановки, мы также приходим к формам, которые признаются низшими вследствие процесса возвратного развития, т. е. к так называемым регрессивным формам. И кошенили и зудни в зародышевом состоянии представляют значительно более обособленную организацию, чем во взрослом, вследствие чего является предположение, что они получились путем изменения от сложного к простому, т. е. путем так называемого ретроградного развития. Чтобы не притти к такому выводу, столь же резко противоречащему основным и общераспространенным понятиям, как и крайние результаты принципа обособления частей, и Бронн и Спенсер останавливаются на полдороге. Они останавливаются на пауках, насекомых вообще, крабах, не распространяя своего принципа дальше, на деградированные, как мы видели, формы. Основа этого их отношения к делу заключается в том, что в корне всех их воззрений на прогресс лежит мысль о наивысшем совершенстве человека, который и служит и точкой отправления и идеалом. Так как у человека мы видим и усложнение организации (например, большее развитие и обособление некоторых частей мозга и его извилин) и упрощение ее (например, сравнительное с большинством уменьшение числа зубов, упрощение пищеварительных органов), то для общей формулы прогресса нужно было придумать нечто такое, куда входили бы оба процесса. Бронн, не выставляя этого за основной руководящий принцип, тем не менее выдает свою антропоморфическую основную точку зрения, как это видно из следующих его слов: «Так как мы принимаем *человеческий организм за высший тип животного царства* и так как мы видим, что он в состоянии достигнуть обладаемого им высшего совершенства только с помощью *преобладающего над другими системами развития мозга и всей нервной системы, а также с помощью гармонического развития всех других подчиненных систем*... то мы тотчас же убеждаемся в том, что класс млекопитающих стоит ближе к такому совершенству, чем птицы, несмотря на бо́льшую теплоту их крови, более совершенное дыхание, бо́льшую мускульную силу и более

разнообразную способность передвижения». * Таким образом, понятие об органическом прогрессе зиждется, с одной стороны, на убеждении, что человеческий организм есть самый совершенный, с другой же стороны — на представлении о гармонии в развитии различных систем органов. И то и другое основание находит поддержку в общественном мнении натуралистов.[72] Подобно Бронну, они, ввиду антропоморфического принципа, при рассуждениях о прогрессе всегда выдвигают на первый план развитие нервной системы и вообще органов животной жизни, считая их «выше» системы пищеварения и других органов растительной жизни. Только исходя из такой точки зрения и можно говорить о регрессивном превращении многих животных, у которых взрослая форма отличается от личинки не более слабым обособлением органов вообще, а только упрощением устройства органов животной жизни, рядом с которым постоянно идет усложнение системы органов размножения. Мнение о гармонии устройства человеческого организма тоже составляет основной догмат, прилагаемый к разрешению спорных вопросов. Так, например, он еще недавно был пущен в ход Уэллесом для доказательства того, что Papilionidae «в силу совершенного и равномерного развития всех частей организма всего лучше представляют высшее совершенство, достигнутое в отряде бабочек».

При всей определенности воззрения, главным представителем которого должен быть признан Бронн, нельзя не заметить, что оно, будучи специально антропоморфическим, не выручает в тех именно случаях, где необходим какой-нибудь более объективный масштаб. Недостаточность его выступает тем резче, чем ниже мы будем спускаться по лестнице органического мира. Последовательно прилагая антропоморфический принцип, мы, например, необходимо должны поставить морских звезд выше всех остальных иглокожих, так как ни у кого из них нет столь сильно развитых органов чувств. Между тем такой вывод не

*Entwickelungsgesetze der organischen Welt, 1858, стр. 110, 111.

может удовлетворить ученых, считающих, на основании целой суммы фактов, морских звезд одними из низших представителей класса.[73] Еще резче получится вывод в том случае, если мы станем применять принцип Бронна к растениям. Выдвигая на первый план органы животной жизни, мы неизбежно приходим к заключению, что водоросли и грибы несравненно выше всех остальных растений, так как только у них одних мы встречаем так называемое животное состояние (зооспору), во время которого растительная клеточка способна быстро двигаться (и принимать твердую пищу). Многие из таких зооспор столь похожи на инфузорий, что их и теперь нередко причисляют к последним и даже приписывают им глаза — мнение далеко не невероятное.[74] Ничего подобного не представляют цветковые растения, которые тем не менее решительно всеми признаются самыми высшими на основании большого обособления их организации.

Итак, разбираемый принцип не может быть применен ко всей сумме организованных существ, и, кроме того, он страдает субъективно в такой степени, которая не может не шокировать натуралиста. С объективной точки зрения, человек не может представиться верхом гармонического развития всех своих частей. Целый ряд органов, свойственный млекопитающим, у него слишком подавлен в пользу сравнительно чересчур усиленного развития мозга. Для гармонического развития всех частей ему не следовало терять ни межчелюстной кости (в качестве самостоятельного органа), ни хвоста, ни ушных мускулов, от которых остались лишь рудименты. Тогда только он мог бы претендовать на высшее место в *ряду млекопитающих или животных вообще*, подобное тому, которое отводится Уэллесом семейству Papilionidae в среде бабочек. С точки зрения более объективного гармонизма, человек должен быть признан чересчур специализированным, односторонним организмом, вроде семейства Heliconidae в ряду бабочек. Такой же вывод получается и в случае применения к человеку масштаба совершенства, предложенного ф. Бэром, как это видно из следующих

слов последнего: «Вообще говоря, человек представляется высшей формой животных только со стороны нервной системы и непосредственно соединенных с ней частей. Вертикальное положение является простым следствием высшего развития мозга, так как мы всюду находим, что чем больше головной мозг по сравнению с спинным, тем более он и поднимается над ним. Если это замечание основательно, то все телесные отличия между человеком и другими животными сведутся к развитию мозга, и в таком случае все превосходство его будет одностороннее, хотя и наиболее важное. Нужно, в самом деле, сильное господство предрассудка, чтобы признать желудок быка, превращающий траву в пищевой сок, менее совершенным, чем желудок человека».*

Ввиду затруднений, встречаемых при определении критериума прогресса, затруднений, достаточно обнаруженных на предыдущих строках, некоторые натуралисты совершенно отреклись от всякого принципа совершенства помимо непосредственной пользы организму. С этой точки зрения не может быть речи ни о прогрессивном, ни о регрессивном развитии. Так, например, Герман Мюллер, на которого я уже ссылался выше, говорит о совершенстве цветов исключительно с точки зрения их наилучшего приспособления к делу размножения; так что цветы злаков будут с этой стороны совершеннее цветов многих двусемядольных и т. п. При таком взгляде на дело, разумеется, не может быть и речи о прогрессе в органическом мире и о каком-либо крупном и постоянном отношении естественного подбора к совершенству организации в смысле Дарвина. Так как для нас, однакоже, на первый план выступает именно этот последний вопрос, то мы необходимо должны отречься от изложенного ультраскептического взгляда Г. Мюллера и его единомышленников. Ввиду того, что масштаб ф. Бэра, как было показано выше, оказался более объективным и приложимым в более широкой степени, чем точка зрения антропоморфистов,

* Entwickelungsgeschichte der Thiere, т. I, 1828, стр. 242.

а также ввиду того, что Дарвин руководствовался именно ею при установлении закона об отношении естественного подбора к прогрессу, мы и должны выдвинуть на первый план момент обособления частей и затем только, как к побочному подспорью, обращаться к моменту слияния и другим факторам прогресса, приведенным Бронном.

Теперь мы можем приступить к разрешению вопроса: находятся ли известные до сих пор факты естественного подбора в каком-либо определенном отношении к процессу организации, измеряемому степенью обособления частей и разделения труда между ними? Если читатель припомнит вышеприведенные факты подбора симпатической окраски, подражательных форм и пр., то он легко увидит, что случаи эти не находятся ни в каком отношении к прогрессу организации. В самом деле, с точки зрения степени обособления частей совершенно безразлично, будет ли данное животное бурого или серого цвета, между тем как с точки зрения борьбы за существование признак этот оказался очень важным. То же самое приложимо и к случаям изменения крыльев у бабочек острова Целебеса и т. д. Даже в гипотетических примерах, приведенных Дарвином с целью уяснить действие естественного подбора, нельзя усмотреть прямого отношения к прогрессу. Таким образом, в случае победы длинноногих волков мы или вовсе не имеем, или же имеем только самое слабое увеличение обособления частей. Вообще, так как подбор влияет главным образом на особи или расы одного и того же вида, то определение степени совершенства победителей и побежденных представляет нередко непреодолимые препятствия. Как, в самом деле, найти различную степень обособления частей у столь близких организмов, когда этого иногда нельзя сделать по отношению к целым отрядам (например, в известном споре о том, кто выше: костистые рыбы или поперечноротые)? В случаях, когда идет речь о борьбе и подборе видов, определение степени совершенства все же легче, чем в первом случае. Что же показывают нам факты? Из приведенных Дарвином случаев борьбы между видами в двух примерах

(дрозды и крысы) соперники не обнаруживают различия в степени совершенства, в двух других (тараканы и горчица) победителями являются скорее формы менее обособленные, и только в одном случае (вытеснения пчелы, не имеющей жала, нашей жалоносной пчелой) мы видим случай победы более совершенного вида.[75]

Обратимся еще к случаям приспособления цветов, так как они всего лучше исследованы с точки зрения естественного подбора. Ботаники отличают между двусемянодольными растения раздельно-лепестковые и сростно-лепестковые; большинство из них считает последние более высоким типом. Не останавливаясь на этом спорном вопросе, мы можем ограничиться приведением уже указанного выше результата, что, по крайней мере по отношению к приспособлению цветов к насекомым, не существует определенной связи между высотой организации и наилучшим приспособлением (т. е. победою в борьбе). Результат этот, вытекающий из исследований Г. Мюллера, всего лучше способен объяснить происхождение отрицательного отношения этого ученого к учению об органическом прогрессе.

Хотя на основании сказанного уже теперь легко видеть, что между совершенством организации и подбором не находится такой существенной связи, какую предполагает Дарвин, тем не менее, ввиду важности вопроса, необходимо еще более развить и подкрепить этот вывод. С этой целью нам могут помочь многочисленные случаи натурализации и вытеснения одних форм другими, собранные ботаниками. Из того, что было приведено в предыдущей главе, можно уже a priori заключить, что и в этом отношении не должно получиться правильного соотношения между подбором и степенью совершенства организации. Вспомним слова Дарвина о том, что более сильные великобританские растения, вытеснившие туземные новозеландские формы, не могли бы быть признаны более совершенными, несмотря на самое тщательное исследование.

По расчету Альф. де-Кандоля, «в Америке, так же как и в Европе, натурализация увеличивает число двусемянодольных»

(757). Отсюда может показаться, что этот результат указывает на бóльшую силу высших растений; дальнейшее убеждает, однакоже, в том, что такой вывод чересчур поспешен. Оказывается, что по числу растений, натурализовавшихся в Соединенных Штатах и Канаде, на первом плане стоят высшие — сложноцветные (14%), на второй выступают злаки (10%), затем губоцветные (10%) и т. д. В Бразилии, на вновь сделанных просеках в девственных лесах, появляются новые породы деревьев; за ними следует папоротник, орляк и, наконец, один злак, «вытесняющий все другие растения». Наиболее сильными оказываются, следовательно, представители далеко не высшей степени организации.

«Растения мягкой и обработанной почвы,— говорит де-Кандоль (803),— растения, живущие по краям дорог, вблизи жилищ, растения влажных местностей, даже водяные растения, вообще, наконец, виды с легко рассеивающимися семенами... образуют категории растений, всего легче натурализующиеся». Далее следует перечень двенадцати семейств, отличающихся наибольшей натурализацией. Из них одиннадцать двусемянодольных (6 сростно-лепестковых, 2 раздельно-лепестковых, 3 безлепестковых) и одно односемянодольное (злаки). Другие «большие категории семенных растений натурализуются с неизмеримым трудом. Таковы древесные породы, в особенности же большие деревья, горные и лесные растения и огромные категории видов, занимающих на своей родине только очень ограниченную область». В пояснение приведено 14 семейств, дающих очень мало или вовсе не имеющих видов, способных к натурализации. Из них 12 двусемянодольных (7 сростно-лепестковых, 3 раздельно-лепестковых, 2 безлепестковых) и два — односемянодольные (орхидейные и лилейные). В обеих категориях представители высших цветковых, сростно-лепестковые, составляют ровно половину. Главный результат, вытекающий из сообщенных фактов, заключается в том, что в деле натурализации на первый план выступают не моменты сложности или простоты организации, а такие свойства, как, например,

способность жить на такой или другой почве, на болоте, в воде и т. д., т. е. свойства, не имеющие существенного морфологического и систематического значения.

Итак, имеющаяся в запасе сумма фактических данных легко может повести к предположению, которое, как мы знаем, и было сделано некоторыми учеными, именно, что прогрессивное развитие организмов, не объяснимое при помощи естественного подбора, находится в зависимости от специально присущего организмам стремления к совершенствованию. Для того, однакоже, чтобы остановиться на столь важном решении, необходимо знакомство еще с другими сторонами вопроса. Очевидно, что в деле победы одного организма над другим участвуют не только особенности их организации (принимая это слово в самом обширном смысле), но и внешние условия. Организм, оказывающийся сильнейшим при одних условиях, может быть побежден при других. Этим объясняются некоторые случаи перемежающегося вытеснения растений, о которых было упомянуто в прошлой главе. В холодных странах внешние условия обусловливают во многих случаях победу лесных пород несравненно ниже стоящими по организации мхами. Если сильный ветер вырвет с корнем деревья, или они погибнут от чересчур большого снега, то мхи тотчас же завладевают местом и, образуя торф, не допускают другие растения до прорастания (Geogr. bot., 808).

Известно, что существа, стоящие на низкой степени в системе, вообще говоря, отличаются бо́льшим распространением как в пространстве, так и во времени. Грибы, водоросли, мхи, инфузории, корненожки и т. п., т. е. организмы, принадлежащие к числу самых первобытных жителей земли, сохранились до наших дней не в качестве отживающих остатков прошлого, а как организмы, способные при известных условиях (как только что было показано) одерживать верх в борьбе за существование над организмами, несравненно более высшими, чем они. У геологов сложилось убеждение, что «продолжительность существования (живучесть) видов тем меньше, чем выше класс,

к которому они принадлежат». Отсюда понятно, что из ископаемых, найденных Годри в третичных слоях Аттики, «раковины оказались принадлежащими ныне живущим видам, тогда как все виды ископаемых позвоночных оказались отличными от ныне живущих». С первого взгляда легко может показаться, что более живучие низшие организмы, привязанные исключительно к очень простым условиям существования, только доживают свой век в местах, недоступных для более развитой и сложной жизни, подобно тому как многие дикие народы влачат свое существование в тундрах и пустынях, неприютных для цивилизованных жителей. Смотря на дело с этой точки зрения, многие полагают, что по мере приближения к нашей геологической эпохе низшие организмы постоянно все более уходят на задний план, уступая место более высшим существам. Если это мнение и справедливо для некоторых случаев, то оно не может быть признано общим правилом. Из самых низших организмов только немногие снабжены достаточными для сохранения твердыми покровами: водоросли, грибы, мхи, большинство инфузорий чересчур нежны, чтобы оставить по себе следы на долгое время. Только корненожки составляют исключение, так как тело их покрыто раковиной, способной сохраняться в почве. Из фактов, собранных геологами, оказывается, однакоже, что, несмотря на свое появление раньше всех остальных организмов, корненожки не скоро дошли до наибольшего своего распространения. В течение первичной эпохи они имели еще очень немного представителей; богатство их стало сильно возрастать, в конце вторичной (во время меловой формации) и, наконец, достигло наибольшего развития в третичную эпоху, когда число как видов, так и особей дошло до поразительных размеров. Губки, составляющие также одну из наиболее низших и ранних групп, были, подобно корненожкам, еще очень малочисленны в первичную эпоху; апогея своего они достигли в течение юрской и меловой формации, когда они слагали из себя целые горы. В третичную эпоху они стали убывать, хотя и в настоящее время число их еще весьма значительно. Ввиду подобного рода

фактов, при одностороннем суждении, может показаться, что естественный подбор особенно благоприятствует низшим организмам, как наиболее живучим. Такой вывод и был в утрированной форме сделан анонимным автором ганноверской брошюры (см. выше, главу шестую), имевшей очевидное влияние в Германии в пользу признания прогрессивного стремления, независящего от естественного подбора. Но этот вывод страдает не меньшей односторонностью, чем противоположное мнение Дарвина, что естественный подбор вообще поощряет совершенство организации. Очевидно, что в природе имеет место нечто среднее, что в одних случаях подбор отдает предпочтение высшим формам, в других — низшим, а в третьих, наконец, он вовсе не руководится степенью совершенства и подбирает на основании свойств, не находящихся в непосредственном отношении к высоте положения в системе. Мнение, высказанное Ляйеллем по отношению к млекопитающим и моллюскам, может, мне кажется, быть распространено и принято за основание для общего правила. Вот его слова, имеющие отношение к нашему вопросу: «Продолжительность жизни видов у теплокровных четвероногих меньше, чем у мягкотелых, вероятно, потому, что последние *более способны переносить изменения климата, другие внешние обстоятельства и те перевороты органического мира, которые совершались на поверхности земли»*. Легко убедиться в том, что совершенствование организации большею частью бывает связано с специализированием ее к известной преобладающей работе. Хищные животные, представляющиеся почти во всех классах наиболее высшими формами, чересчур тесно связаны с родом пищи. Многие осы, принадлежащие к числу высших насекомых, способны добывать только определенные виды животных, ввиду чего у них (ос) развились в высшей степени замечательные инстинкты. Подобным же образом привязаны гусеницы бабочек к определенным растениям. Вследствие этого изменение состава фауны и флоры должно большей частью отражаться несравненно более на высших организмах, нежели на низших. То же подтверждается и

следующим замечанием А. де-Кандоля относительно высших растений. «Если цветковые растения, — говорит он (600), — организация которых представляется наиболее совершенной, т. е. наиболее сложной, имеют, повидимому, ограниченную среднюю область распространения, то является возможность предположить, что *усложнение организации делает их более нежными и более требовательными по отношению к климату и местности*». Из сказанного легко притти к выводу, что *естественный подбор покровительствует прогрессированию организации только под условием постоянства внешних условий; при перемене же последних он начинает давать предпочтение организмам низшей и средней степени совершенства.* Вывод этот может быть приложен и с целью ограничить одно из существенных положений дарвинизма, по которому средние промежуточные формы всего более наклонны к вымиранию. Правило это, приложимое к случаям постоянства или слабых изменений условий, не может быть распространено на все случаи вообще. Легко представить себе, что всеядное животное одержит верх над плотоядными и растительноядными в случаях резкой перемены фауны или флоры данной местности; точно так же легко представить обстановку, при которой животные, способные жить как в соленой, так и в пресной воде, переживут более специализированные формы, способные к жизни только в одной из этих сред, и т. д. С этой точкой зрения совершенно хорошо вяжутся и факты переживания промежуточных рас, приведенные Нэгели (см. предыдущю главу), и примеры из геологии, показывающие, что средние формы пережили своих более высших и более низших собратий (например, явноголовые в среде мягкотелых,[76] амфибии). Из мира насекомых в пользу указанного вывода говорят случаи особенной живучести и силы в борьбе таких форм, каковы тараканы, термиты, кузнечики и саранча, которые, не представляя собою низших членов класса, всего более приближаются к середине и составляют одних из самых древнейших, а некоторые в то же время и наименее специализированных представителей насекомых.

Ввиду общего вывода, что естественный подбор по существу своему не необходимо дает перевес высшим, наиболее совершенным формам, может возникнуть вопрос: не зависит ли в таком случае замеченный натуралистами закон прогресса органического мира только отчасти от естественного подбора, являясь, с другой стороны, результатом внутреннего, присущего организмам стремления к совершенствованию? Для того чтобы ответить на этот вопрос необходимо несколько ближе взглянуть на прогресс в природе.

Давно уже было обращено внимание на то, что высшие организмы должны были появиться на земле позже низших, что растения должны были предшествовать появлению травоядных животных, а эти последние должны были явиться раньше плотоядных. Ввиду того, что последние представляют, вообще говоря, более сложные и совершенные типы, что травоядные животные выше растений и ввиду других подобных выводов, само собою вытекающих из наблюдаемой действительности, заключили, что в общих чертах органический мир должен был следовать по пути прогресса. Явление это считали однорядным, т. е. думали, что развитие шло по одному непрерывному направлению совершенствования организации; полагали, что сначала мир населился растениями, затем низшими животными, высшими позвоночными и, наконец, человеком. Видя в этом выражение основного закона прогрессивного развития, нередко предсказывали, что в будущем человек должен уступить место другой, еще более совершенной форме, что мир населится духами и т. п. Наука показала с тех пор, что об однорядном развитии не может быть и речи (см. первые главы этого очерка), что многие растения появились значительно позже многих даже позвоночных животных, которые также предшествовали многим беспозвоночным. Но общие черты закона органического прогресса остались неприкосновенными. Геология показала, что первый организм, от которого сохранились остатки, была корненожка, представитель самого низшего отдела, тогда как высшее создание, человек, есть в то же время и позднейшее.

Она показала далее, что из растений и из позвоночных животных появились сначала низшие представители, за которыми пошли все более и более сложные и совершенные формы, причем этот прогрессивный ход совершался сразу в ряду обоих органических царств и даже в более частных и подчиненных группах.

Таким образом, существование прогрессивного хода развития всего органического мира сделалось столь же несомненным, как и прогресс в развитии отдельной особи, начиная от простой клеточки — яйца — и кончая вполне развитой сложной формой. Но одного этого общего результата недостаточно. Для целей науки необходимо еще измерить степень этого прогресса, узнать, нет ли рядом с ним обратного хода развития и какую роль играет в природе каждый из таких моментов.

Несколько десятков лет назад сделано было открытие, что развитие особи не необходимо идет от простого к сложному, что иногда оно может избирать путь совершенно противоположный. Наблюдалось, что личинки некоторых животных, становясь паразитами, претерпевают очень резкое упрощение организации, вследствие чего явление и названо было возвратным, или регрессивным и ретроградным превращением. Примеры его были неоднократно наблюдаемы у представителей различных беспозвоночных животных, преимущественно же у ракообразных. На него, однакоже, смотрели, да и теперь еще многие смотрят, как на случаи исключительные, не имеющие важного значения с общей точки зрения. Ближайшее исследование показывает между тем, что такая точка зрения не соответствует действительности: регресс в природе есть явление гораздо более распространенное, чем это кажется с первого взгляда. Паразитический мир, главный представитель регрессивного хода развития, оказывается в высшей степени богатым формами; но так как последние большей частью не кидаются в глаза и скрывают от поверхностного наблюдателя свои особенности, то многие виды и даже роды были неизвестны до последнего времени. В то время как высшие виды почти все уже описаны, относительно их паразитов остается сделать еще чрезвычайно много. Так

как, вообще говоря, высшие животные содержат внутри себя и на своей поверхности большее число видов паразитических существ, нежели низшие,* и так как большинство паразитов исключительно привязано к животным, дающим им кров и пищу (т. е. не могут жить на других животных), то ясно, что по мере образования высших форм должно было увеличиваться и число паразитических видов, т. е. что рядом с прогрессом шло и регрессивное развитие. Какое из двух имело перевес (с точки зрения численности видов), сказать в настоящее время еще нельзя; но есть возможность думать, что в общей сумме число регрессивных видов окажется не меньшим, если не большим.[77] Можно, однакоже, теперь уже утверждать, что по крайней мере некоторые человеческие паразиты появились позже самого человека. Известно, что различные расы человека питают различные виды вшей. Утверждают даже, что вши сандвичан, переходя на тело европейцев, умирают по прошествии нескольких дней. Из исследований Меррея оказывается, что число видов вшей превышает число рас. Таким образом, у негров, австралийцев, индийцев Северной и Южной Америки он нашел по два вида.[78] Факты эти показывают, что образование видов паразитических насекомых должно было совершиться или позже, или же в крайнем случае одновременно с человеческими расами. То же самое может быть применено и к тому виду, который водится на одежде или в ранах человека.

Целый небольшой отряд паразитических паукообразных (Pentastomidae), деградированных до того, что их долго относили к червям, произошел позже появления сухопутных позвоночных, так как члены его и в личиночном и во взрослом состоянии водятся исключительно в теле млекопитающих и пресмыкающихся. Из большого подкласса солитеров большинство видов также неразрывно связано с позвоночными, многие даже — с высшими представителями этого отдела (с млекопитающими

* См. об этом вопросе «Очерк паразитической жизни» в журн. «Природа», 1874, книга 2-я.

и человеком). То же самое относится и ко многим другим паразитическим существам.

Не следует думать, однакоже, чтобы регресс в природе сосредоточивался единственно на таких паразитических существах. Пиявки, сходные с паразитами образом принятия пищи, ведут в значительной степени свободный образ жизни, несмотря на что они представляют во многих отношениях явный регресс. Изучая их историю развития, легко убедиться, что они составляют деградированный отпрыск класса кольчатых червей, вообще более сложного и «совершенного», чем они сами. В самом большом отделе животного царства, в типе суставчатоногих, регресс проявляется на каждом шагу. Не говоря о многочисленных, частью уже упомянутых выше настоящих паразитах (каковы паразитические ракообразные, вши, зудни и пр.), регрессивное начало явно обнаруживается среди многих насекомых, сосущих растительные соки, как, например, у травяных вшей и еще более у кошенилей, а также у деградированных (хотя и свободно живущих) личинок мух, пчел и пр. И между непаразитическими ракообразными существует отряд (усоногие), представители которого, по крайней мере в некоторых отношениях, претерпевают ретроградное превращение. Животные эти замечательны еще потому, что из двух семейств его, сохранившихся в ископаемом состоянии, более ранним является то, к которому принадлежат сравнительно более высшие формы (Lepadidae).[79] Если по отношению ко всему животному царству и нельзя сказать, что регресс перевешивал явления противоположного характера, то относительно насекомых это можно утверждать с большой вероятностью. В то время как регресс произвел столь сильные и резкие изменения у всех вышеупомянутых насекомых, прогрессивной группой могут быть, собственно говоря, названы только перепончатокрылые. Другие отряды позднего происхождения, как, например, двукрылые и бабочки, представляют ничуть не бо́льшую степень совершенства, чем более ранние жуки и прямокрылые. Наоборот, в среде обоих отрядов мы видим частные, но резкие примеры регресса. Так,

например, между двукрылыми мы встречаем деградированные паразитические или полупаразитические формы (так называемые Pupiparae), не говоря уже о вышеупомянутых личинках мух и о блохах сомнительного происхождения. Между бабочками нередки случаи бескрылости самок — случаи, очевидно, позднего происхождения.[80]

В среде высшего отдела животного царства, у позвоночных, мы тоже встречаем несомненные признаки регресса. Хотя мы и не может следовать Дорну, который, к ужасу зоологов, признал в цитированной выше (см. главу шестую) брошюрке самое низшее позвоночное животное (Amphioxus) одним из позднейших, но наиболее деградированных представителей типа, тем не менее можно согласиться с его положением, что полупаразитические миноги (Myxine) носят на себе следы регрессивного изменения.* Несравненно важнее и более прочно доказано «возвратное движение в столь большом отделе позвоночных, каков класс пресмыкающихся» (Ляйелль). Самые высшие представители его жили и вымерли в течение вторичной эпохи; самые же низшие, составляющие отряд змей, начали свое существование только в третичную эпоху и продолжают его в полной силе и по настоящее время. Этот отряд, помещаемый зоологами обыкновенно в начале всего класса, не может удержать своего места в системе, если распределять последнюю не по степени упрощения организации, а по принципу происхождения. Кроме позднего происхождения, регрессивность змей обнаруживается еще присутствием у них остатков ног и других рудиментов. Сходными с змеями представляются еще безногие ящерицы, получившие это сходство, очевидно, тоже в силу возвратного процесса. Регрессивными формами в классе птиц представляются многие бескрылые птицы (например, додо, пинг-

* Сходясь в этом пункте с Дорном, я не считаю, однакоже, возможным сказать вместе с ним, что миноги произошли от настоящих рыб путем регрессивного развития. Происхождение всех круглоротых составляет в настоящее время неразрешенную и, быть может, еще неразрешимую задачу.[81]

вины), а среди млекопитающих — рыбообразные, относившиеся некогда к настоящим рыбам. Ископаемые остатки первобытных птиц и самых ранних млекопитающих доказывают это с полной очевидностью.

Регресс в растительном мире, насколько можем судить, тоже не составляет исключительного явления. Хотя первобытные флоры и состояли из споровых растений, т. е. представителей низшей группы, но сами они стояли выше их современных родичей (Гукер). «Множество родов и семейств,— говорит только что цитированный ученый,— носят на себе самые явные следы обеднения и упрощения организации». Ввиду этого он жалуется на то, что ботаники обращают столь мало внимания на процессы регресса, имеющие, по его мнению, большое значение в растительном царстве. Герман Мюллер, на которого я уже не раз ссылался и который известен нам как противник всякой теории прогресса помимо непосредственной выгоды, приводит ряд фактов, указывающих на регрессивный ход явлений в мире цветковых растений. В то время, например, как некоторые из обоеполых становились раздельнополыми (что обыкновенно считается признаком прогресса), другие развивались в обратном направлении. Некоторые цветы, идя этим путем, вновь достигали самых первобытных форм. Случаи возвратного развития Мюллер считает не только не исключительными, но «бесчисленными», как он сам выражается. Он считает главным результатом своего исследования и заканчивает книгу положением, что изменения цветов совершались не в одном, а во многих направлениях, «часто даже в возвратном» (l. c., 445—448).

Легко a priori убедиться в том, что природа могла во многих случаях обойтись без образования новых регрессивных форм, так как у нее всегда были под руками готовые низшие представители. Так, например, в случае, когда открылась возможность чужеядной жизни внутри тела животных, паразитами сделались многие формы, которые уже прежде были организованы очень просто и стояли весьма низко в системе. В новой

обстановке образовалось, конечно, много новых видов, но без особенных признаков деградации.

Из предыдущего следует, что в природе рядом с прогрессом замечается и регресс в весьма значительной степени. Факты эти не могут служить опорой теории прогрессистов (Нэгели и его последователей), но может показаться говорящим в их пользу то обстоятельство, что случаи регресса вообще гораздо легче согласить с действием естественного подбора, чем многие примеры прогрессивного развития. Для того, однакоже, чтобы составить себе понятие об общем ходе изменения организмов, необходимо обратить внимание на то, что явления эти не исчерпываются ни прогрессивными, ни регрессивными процессами. Факты показывают, что в природе всего более распространены явления, носящие на себе явный консервативный характер. В деле происхождения видов они обнаруживаются образованием форм, не стоящих ни выше, ни ниже своих родичей. Факт этот бросается в глаза систематику, старающемуся разместить близкие формы в последовательный ряд. Вот несколько доводов в подтверждение этого положения. Карпентер, лучший знаток корненожек, утверждает, что со времени своего появления в лаврентьевской формации организмы эти не сделали никакого шага по пути прогресса, несмотря на то, что число их видов и родов (см. выше) возросло в очень значительной степени.[82] То же самое может быть распространено и на многие другие отделы животного царства. Так, например, в типе иглокожих, за исключением только класса морских лилий, нельзя с уверенностью разместить других представителей в восходящем порядке. Одни считают высшими членами его голотурий, другие — морских ежей и третьи, наконец, — морских звезд. Подобное же разногласие существует и по отношению ко взаимному положению полипов, медуз и ребровиков. Это различие мнений происходит главным образом оттого, что многие из этих животных представляют именно консервативные группы. К числу особенно замечательных примеров должны быть отнесены многие сухопутные и пресноводные мягкотелые, не обнаружив-

шие с самых первых времен никакого заметного прогресса, несмотря на очень значительное увеличение числа видов. Большое количество последних представляет собою викарные местные формы, не отличающиеся от соседних видов ни большим, ни меньшим совершенством организации. Выше было уже упомянуто о богатстве таких местных видов на океанических островах и о невозможности свести его к действию естественного подбора. В этом отношении особенно замечательны представители подсемейства Achatinellidae Сандвичевых островов. На одном острове Оаху их известно около 185 видов с семью-восемью тысячами разновидностей. Последние образуют не только переход между большинством видов, но даже между двумя соседними родами. Такое разнообразие раковин у животных, отличающихся вообще большой живучестью и не подлежащих сравнительно жестокой борьбе, рядом с присутствием множества переходных форм, говорит ни в пользу особенного участия естественного подбора в данном случае, ни в пользу теории прогрессивного трансформизма. Тут скорее всего мы имеем дело с чрезвычайно богатой многоформенностью, с образованием рас и видов «в силу природы организма или природы окружающих условий», как, мы видели, говорит Дарвин о некоторых случаях изменяемости, не подлежащих естественному подбору.[82a]

Тип позвоночных, на который так часто ссылаются приверженцы закона совершенствования органического мира, представляет множество примеров консервативного развития. Сюда может быть отнесен и вышеупомянутый случай разногласия по вопросу: кто выше, костистые ли рыбы или поперечноротые? Большое количество видов отличается такими признаками, которые не могут указывать на большее или меньшее совершенство организации, как, например, различной окраской, формой зубов и т. п. Весьма существенное значение имеет следующее замечание Бронна, одного из главных представителей теории органического прогресса: «Я тщетно пытался, — говорит он, — открыть в ряду третичных млекопитающих признаки прогрес-

сивного развития; в глаза бросается только увеличение разнообразия и богатства родов» (l. с., 473).

Для более полного решения вопроса об отношении консервативной стороны органического развития к прогрессивной я задумал, на основании собранных палеонтологами данных, получить числовые результаты. Скоро я убедился, однакоже, что научным образом сделать этого в настоящее время невозможно. Для того чтобы все-таки получить хотя сколько-нибудь приблизительные результаты, я сопоставил собранные в седьмой таблице Бронна (приложенной при его выше цитированном сочинении) числовые данные относительно всех наилучше исследованных групп животного царства. Все виды каждой вновь появившейся группы (класса или отряда) я отнес к числу прогрессивных форм, новые же виды прежних групп я включил в рубрику консервативных видов. При сравнении фауны первичной эпохи со вторичной число прогрессивных видов составило 6% числа консервативных; при сравнении же вторичной фауны с третичной оно дошло до 35%. Несмотря на такое относительное увеличение прогрессивных видов, все же количество их по сравнению с консервативными еще очень невелико. О регрессивной стороне развития в палеонтологии не существует почти никакого материала, так как большинство ретроградных форм отличается малыми размерами и мягким телом, неспособным к сохранению на долгие времена.

Некоторые ученые, в особенности же Герберт Спенсер, пытались доказать, что развитие вообще сводится к явлениям прогресса, и наоборот. Вывод этот применяли как к развитию отдельной особи, так и к развитию целых видов и больших групп. В другом месте,* рассматривая явления индивидуального развития, я старался показать, что такой взгляд односторонен; вместо него, я пришел к следующему выводу: «развитие оказывается явлением гораздо более общим, чем прогресс. Оно не исчерпывается также суммой дифференцирований и интегри-

* Вестник Европы, 1871, апрель, стр. 752—757.

рований, а может состоять еще из ряда перемещений и атрофирований. Это показывает, что развитие обнимает собою громадную область явлений, между которыми встречаются и простые перемещения частей». Сказанное здесь относительно общего характера развития особи может быть применено и к трансформизму, т. е. развитию видов. И здесь прогресс составляет только частный случай, так же как и регресс; кроме них существуют еще случаи, где нет ни того, ни другого, где развитие совершается, так сказать, в одной плоскости, без повышения или понижения уровня «совершенства».[83] Эти-то случаи, соответствующие «консервативным видам», составляют, как мы видели, очень большую долю, и так как по крайней мере часть их необъяснима при помощи естественного подбора, то они могут быть приведены не только против крайних приверженцев дарвинизма, но и против прогрессизма Нэгели и его последователей.



XI

Теория трансформизма по отношению к распределению организмов в пространстве и времени.— Переходные формы.— Трансформизм в морфологии.— Положительное и новое натурфилософское направление.— Очерк теории гастреи.

В предшествовавших главах было уже сказано, что факты географического распространения животных послужили первым поводом Дарвину и Уэллесу к основанию их теорий. Оба они во время своих путешествий в отдаленные страны были поражены тем общим фактом, что географически близкие животные были в то же время очень близки и по своему положению в системе; что, например, фауна Галапагосских островов представлялась как бы измененной частицей южноамериканской фауны или что различные, но соседние виды животных Малайского архипелага были находимы на различных островах одной и той же группы. Факты эти естественно вели к признанию закона изменяемости видов, с точки зрения которого могут быть очень легко объяснены не только два приведенных примера, но и целые большие группы явлений географического распространения организмов. Как Дарвин, так и Уэллес, ввиду только что сказанного, сделались трансформистами раньше, чем им пришла в голову мысль о происхождении видов путем подбора, и все их соображения о географическом распространении организмов непосредственно связаны с теорией преемственного происхождения видов, без всякого отношения собственно к дарвинизму (т. е. теории подбора). В двух главах «Происхождения видов», посвященных географическому распространению, идет речь

главным образом о вопросе, как согласить случаи нахождения видов на местах, очень удаленных друг от друга, с теорией трансформизма, т. е. как объяснить происхождение всех особей данного вида, несмотря на их значительное разобщение, путем филиации от общих родителей. С целью решить этот вопрос Дарвин рассматривает разнородные способы расселения организмов и старается показать, что этим путем может быть объяснено нахождение многих животных на самых отдаленных островах. Те же, которые отличаются особенной неспособностью переселяться за море, как, например, млекопитающие и земноводные, почти никогда и не находятся на удаленных от материка океанических островах, — факт, имеющий тем большее значение в данном вопросе, что как млекопитающие, так и земноводные, перевезенные человеком на многие острова, очень легко натурализировались на них. Наиболее парадоксальные явления географического распространения, как, например, нахождение одного и того же вида на столь удаленных друг от друга горных хребтах, как, например, Альпы и Гималаи, объясняются с помощью так называемой ледниковой теории, по которой в предшествующую нашей геологическую эпоху ледники спускались в долины, и альпийская растительность, сосредоточенная теперь исключительно на высоких горах, распространялась и на лежащие между горами низменные пространства. Все эти объяснения имеют очень существенное значение как для теории трансформизма, так и для географии, но они вовсе не касаются вопроса о способах изменения видов путем подбора или какой-либо другой причины.

Почти то же может быть сказано и относительно вопроса о геологическом распространении и последовательном появлении организмов. Большинство положений, высказанных по этому поводу Дарвином, имеет непосредственное отношение только к трансформизму вообще, и только немногие пункты более близко соприкасаются с теорией подбора. Целый ряд соображений приведен Дарвином с целью доказать, что геологические сведения еще чересчур неполны, чтобы на основании их делать

выводы о внезапном появлении видов и об истинном отсутствии переходных форм. Он показывает далее, что, абстрагируясь от отрицательных видов геологии как очень шатких, наука эта представляет целый ряд фактов, чрезвычайно легко вяжущихся с теорией преемственного происхождения видов и, наоборот, совершенно непонятных с точки зрения постоянства и неизменности форм, как, например, факты систематического родства между организмами, ближайшими в геологическом отношении. Такие крупные явления, как вымирание видов и общее повышение уровня организации, Дарвин приводит в соглашение с теорией естественного подбора. Делая это, он, однакоже, не старается показать, чтобы эти явления не могли быть объяснены с помощью какого-либо другого вида теории трансформизма, чтобы они поэтому обязывали признать первостепенное значение естественного подбора. Между тем легко убедиться в том, что как вымирание, так и прогрессивный ход изменения организации, насколько он в самом деле может быть признан действительным (см. конец девятой главы), очень легко совместимы с любою теорией изменяемости видов. Вымирание в геологическом смысле, т. е. исчезновение форм, так же как и замена их новыми, могут быть объяснены не только при помощи теории вымирания побежденных в конкуренции, но также и с помощью распространенного на все особи одного вида стремления к изменению в одинаковом направлении. Прогрессивное же развитие органического мира, как было показано в девятой главе, отнюдь не составляет необходимого результата естественного подбора, и оно скорее бы говорило в пользу существования в природе особого прогрессивного принципа, если бы только имело то значение, которое приписывают ему многие палеонтологи и зоологи.[84]

Уже из одного того, что ископаемые организмы известны нам неизмеримо меньше, чем ныне живущие, легко усмотреть, что о способе изменения их не может быть и речи. Выше же было показано, до какой степени трудно судить о роли данных изменений в борьбе за существование, когда идет дело о живых су-

ществах, известных с различных точек зрения. Большинство ископаемых организмов оставило по себе только твердые части скелета, так что все суждения о них неизбежно должны быть очень односторонни. Какое понятие можем мы, в самом деле, составить себе об условиях борьбы за существование и подборе таких животных, как, например, мягкотелые, от которых остались почти исключительно одни раковины, когда даже при исследовании нынешних животных с этой точки зрения мы на каждом шагу должны обращаться к чисто физиологическим, не выходящим наружу свойствам, как, например, к способности переносить изменения тепла, состава воды и пр.? Ближайшее знакомство с фактическими примерами еще осязательнее пояснит это положение. Возьмем случай, который так часто цитируется трансформистами и особенно выдвигается некоторыми из них, как очевиднейшее доказательство в пользу дарвинизма. В пресноводных известковых отложениях близ Штейнгейма было найдено большое количество ископаемых раковин, форма которых до того изменчива, что из них составили девятнадцать полных разновидностей, соединяющих крайние, чрезвычайно резко отличающиеся друг от друга члены. Если бы некоторые из этих переходных форм не были найдены, то из массы раковин наверно бы установили несколько вполне самостоятельных видов, так что можно сказать, что во всей палеонтологии нет лучшего примера существования переходных форм между видами, как именно этот случай штейнгеймских раковин. Такое богатство изменений, совершившихся на очень ограниченном пространстве (нужно думать, что все 19 разновидностей жили в одном небольшом пресноводном озере) и сравнительно в короткий промежуток времени (в течение одной формации третичной эпохи), как нельзя лучше подтверждает теорию трансформизма; но как ответить на вопрос, в силу чего именно совершились все эти изменения? Как приложить теорию подбора или какого-либо другого фактора-видообразователя к данному случаю, когда при определении рода, к которому принадлежат штейнгеймские раковины, одни ученые остановились на

роде Valvata, а другие на роде Planorbis, из которых первый относится к отряду жаберных, раздельнополых мягкотелых, тогда как другой принадлежит к отряду легочных гермафродитных форм? Очевидно, что все рассуждения разбиваются на том, что раковины, единственные остатки интересных штейнгеймских мягкотелых, не дают никакого ответа на множество вопросов об образе жизни и других сторонах, необходимых для решения вопроса о приложении подбора или какого-либо другого деятеля.[85]

Другой палеонтологический пример трансформизма представляют так называемые аммониты, ископаемые члены головоногих мягкотелых. В двух группах этих животных, раковина которых отличается присутствием шипов (Armatae) или ребер (Planulatae), виды до такой степени сливаются друг с другом, что между ними легко найти все переходные формы; даже самые эти группы не могут быть резко разграничены, так как есть формы, на которых легко проследить замещение ребер шипами. Очевидно, что эти и подобные им факты, составляя столь важные аргументы в пользу трансформизма, не могут пролить света на вопрос о способе изменения видов, так как неизвестно, соответствовали ли изменениям раковины какие-нибудь перемены более существенных сторон организма. Кроме того, неизвестна ни организация, ни развитие этих животных, прекративших свое существование еще во время меловой формации.[86]

Появление в свет сочинения «О происхождении видов» имело влияние и на морфологию, т. е. науку об устройстве и родстве органических форм. Влияние это было, однакоже, обусловлено не установлением теории естественного подбора, а восстановлением и укреплением теории преемственного происхождения видов; так что на морфологию может быть распространено то же, что было выше сказано об отношении географии и геологии к трансформизму и дарвинизму.[87]

Подобно прежним трансформистам, Дарвин высказал мысль,

что родство между организмами, составляющее основу так называемой естественной системы, есть простое выражение кровного родства, и естественная система — генеалогическая таблица, наглядно поясняющая это родство. «Общий план организации», на который так напирали все сравнительные анатомы и морфологи, оказался, с точки зрения трансформизма, суммой признаков общего родоначальника. Рудиментарные органы, не выполняющие никакого физиологического отправления и, несмотря на то, нередко составляющие очень важную сторону «общего плана», получили у Дарвина чрезвычайно простое объяснение с той же точки зрения и сделались одним из существеннейших доказательств трансформизма. Кроме всего этого, Дарвин восстановил положение, выработанное натурфилософской школой (см. главу третью), что сходство зародышевого развития данных видов указывает на их общее происхождение. «Зародыш есть животное в менее измененном виде и постольку оно обнаруживает нам организацию прародителя», говорит он. «Если две группы животных, как бы сильно они ни отличались в настоящее время устройством и образом жизни, проходят в течение своего развития одинаковые или сходные зародышевые состояния, то мы можем быть уверены, что обе они происходят от одинаковых или очень сходных прародителей и вследствие того находятся в соответственном родстве друг с другом. Таким образом, сходство зародышевого состояния выдает общее происхождение».[88] Положения эти, составляющие прямые и непосредственные выводы из всякой теории трансформизма, несмотря на их безразличное отношение к теории подбора, сделались основными догматами новейшей морфологии. Но так как в науке уже накопился значительный запас выводов об общем плане организации и об относительном родстве между различными организмами, то новым трансформистам легко было подставлять трансформистические выражения в готовые результаты (как было показано в третьей главе по отношению к типу иглокожих). Таким образом, снова стали говорить о происхождении земноводных и других позвоночных от рыб и т. п.

Новые морфологи не остановились, однакоже, на этом переводе добытых прежнею школою выводов на трансформистический язык. В 1864 г. появилась, небольшая объемом, но очень богатая содержанием брошюра Фрица Мюллера, в которой он впервые делает попытку применить основные положения теории преемственного происхождения к объяснению целого ряда фактов из области морфологии ракообразных. Приемы его были большею частью новы, соображения и выводы в высшей степени остроумны и интересны, и потому неудивительно, что брошюра эта, озаглавленная «Für Darwin», обратила на себя всеобщее внимание. Она имела особенное значение еще потому, что в сильнейшей степени содействовала распространению трансформистических воззрений среди германских зоологов и показала им путь, по которому они должны итти.

Имея в виду положение Дарвина, что в истории развития животного сохраняются черты организации прародителя, Фриц Мюллер обратил внимание на личиночные формы ракообразных и остановился на той из них, которая представляет всего более простое устройство и встречается у самого большого количества наиболее разнообразных представителей класса. Одна из таких личинок была найдена еще в прошлом столетии чешским ученым Отто Мюллером, который, не зная ее отношения к взрослой форме, описал ее за самостоятельное животное под именем Nauplius. Впоследствии оказалось, что это была шестиногая личинка одного из мелких пресноводных ракообразных, известных под общим названием циклопов; нашли также, что подобные же личинки встречаются еще у многих других ракообразных, принадлежащих к низшим отрядам этого класса. Общая форма и организация всех исследованных науплиусов оказалась до такой степени однородной, что достаточно было открыть такое личиночное состояние у так называемых усоногих и паразитических лерней, чтобы тотчас же перенести этих оригинальных животных из отделов мягкотелых и червей (куда их прежде относили на основании наружного сходства) в класс ракообразных. Ввиду всех этих данных и в особенности того

важного систематического значения, которое приобрела личиночная форма науплиус, Фриц Мюллер пришел к убеждению, что именно эта форма всего лучше сохранила особенности общего родоначальника ракообразных. Для того чтобы полнее провести эту мысль, он обратился к изучению высших представителей классов, у которых еще никогда не находили науплиусовой личиночной стадии и у которых из яйца всегда выходила личинка гораздо более сложно организованная. Мюллер думал уже, что у высших ракообразных совершенно стерлись следы общего прародителя класса, как вдруг ему удалось открыть науплиусовую личинку у одной южноамериканской креветки, т. е. у представителя самого высшего отряда. Открытие это еще более укрепило трансформистические воззрения Мюллера и послужило ему главным аргументом «в пользу Дарвина». Идя далее в том же направлении, он убедился в существовании закона, по которому развитие особи отклоняется от первоначального пути и фальсифицируется в силу позднейших приобретений. Так, например, он полагает, что в отряде мокриц развитие особи идет гораздо более сокращенным путем, чем у других ракообразных, что у них это сокращение было вызвано необходимостью и что вследствие того присутствие науплиусовой личинки у них служило бы не только не доказательством в пользу трансформизма, но, наоборот, представило бы против этой теории самое сильное возражение. «Пусть мне покажут какую-нибудь из мокриц (или амфипод) с науплиусовыми личинками... и я откажусь от всего учения Дарвина», — говорит он (стр. 88).[89]

Мюллер делает еще одну попытку разыскать следы общего прародителя, но попытку, несравненно менее удачную, чем первая. Убедившись в общем происхождении всех ракообразных, он старается показать родственную связь, соединяющую мокриц с самыми высшими, так называемыми десятиногими ракообразными. С этою целью он приводит один род морских мокриц, у которого органы дыхания устроены не по типу остальных мокриц, а по типу, свойственному личинкам большинства десятиногих. Попытку эту можно счесть неудачной, между прочим,

на том основании, что дыхательные органы у всех ракообразных устроены в высшей степени разнородно, и как органы сравнительно позднего происхождения они должны давать и всего менее данных для определения естественного родства.

Ближайшее знакомство с фактами истории развития ракообразных и многочисленные соображения о них с точки зрения трансформизма дали Мюллеру возможность несколько более развить основные вышеприведенные положения Дарвина по отношению к эмбриологии. Вот главные результаты Фр. Мюллера, приведенные его собственными словами: 1) «В короткий срок нескольких недель или месяцев изменчивые формы зародышей и личинок изображают перед нашими глазами картину изменений, через посредство которых прошел вид в течение неисчислимого количества тысячелетий, приобретая постепенно свое настоящее состояние».[90] 2) «Историческая хроника, сохраняющаяся в истории развития особи, постепенно стирается вследствие того, что развитие выбирает все более и более прямой путь от яйца к взрослому животному; она также часто фальсифицируется вследствие борьбы за существование, претерпеваемой личинками».[91] Отсюда возникают очень значительные, часто непреодолимые затруднения при решении вопроса о том, какие части личинки или взрослого животного составляют остаток прародителя и какие представляются позднейшими приобретениями. Для того чтобы облегчить это, Фр. Мюллер устанавливает еще следующее общее положение: 3) «Первобытная история вида тем полнее сохраняется в истории развития, чем длиннее ряд личиночных стадий, претерпеваемых при равномерном изменении, и она тем вернее, чем менее личинка отличается образом жизни от взрослой формы и чем менее особенности отдельных личиночных стадий могут быть объяснены путем раннего появления признаков, приобретенных взрослым животным, а также — путем самостоятельного приобретения» (81).[92]

Стараясь приложить основы теории трансформизма к решению морфологических вопросов, Фр. Мюллер очень часто делает предположения, вдается в область гипотез, но он никогда не

покидает научной почвы и тем приобретает еще бо̀льшую цену в глазах людей науки. Ему бы очень хотелось сделать шаг дальше, узнать, откуда произошли первобытные науплиусы и какое родство связывает ракообразных с другими классами суставчатоногих животных, но он останавливается ввиду невозможности решить эти вопросы научным путем. В ответ на эти вопросы он говорит следующее: «Устройство хвоста науплиуса может напоминать подвижную хвостовую вилку коловраток, которых некоторые признают за близких родичей ракообразных или по крайней мере суставчатоногих. Можно бы из того, что у науплиуса рот окружен шестью ногами, заключить о первоначально лучистом плане устройства и т. д. Чего-либо положительного я найти не могу. Даже к более близким отделам тысяченожек и пауков я не могу приложить связывающего моста. Только по отношению к насекомым ра́звитие высших ракообразных (Malacostraca) дает, может быть, точку соприкосновения». Далее следует перечисление некоторых общих черт и затем замечание: «Сходство это, правда, невелико рядом с многочисленными отличиями между обеими группами животных. Но во всяком случае предположение, что родоначальником насекомых была Zoëa (название личинки многих десятиногих ракообразных), приспособившаяся к сухопутной жизни, *может заслуживать дальнейшего расследования*» (91).[93]

Если в пользу трансформизма могут быть, с одной стороны, приведены многочисленные факты сходного устройства или развития животных, отличающихся между собою во многих отношениях (как, например, сходное личиночное развитие многих разнородных ракообразных), то, с другой стороны, необходимо признать, что в силу основных принципов той же теории, многие близкие животные могут очень резко расходиться между собою устройством некоторых («поздно приобретенных») органов. Фр. Мюллер доказывает это правило при помощи следующего частного примера. Некоторые виды крабов из различных семейств приспособились к сухопутной жизни и приобрели способность дышать атмосферным воздухом. Так как

в прочих отношениях они носят на себе ясные отпечатки семейств, к которым принадлежат, то нужно думать, что переход их к сухопутной жизни совершился позже, чем они приобрели признаки своего семейства, или что сухопутные виды крабов произошли позже, чем получились семейства этих ракообразных. Отсюда ясно, что органы для дыхания атмосферным воздухом не могли быть передаваемы наследственным путем от вида к виду как признаки целого семейства, а должны были у различных видов образоваться совершенно независимо и потому носить на себе более или менее явные следы такого происхождения.

Факты, собранные Фр. Мюллером, вполне подтвердили это предположение, так как оказалось, что у различных сухопутных крабов отверстие для вхождения воздуха и другие приспособления к атмосферному дыханию устроены весьма разнородно.

Попытка Фр. Мюллера обратила на себя всеобщее внимание и не осталась без последователей. В подтверждение я приведу несколько наиболее выдающихся примеров, число которых могло бы быть, однакоже, увеличено. Хотя вышеприведенное предположение Мюллера о происхождении (или естественном родстве) насекомых и не было подтверждено всеми его последователями, тем не менее самый вопрос этот был значительно подвинут вперед за последнее время. Венский ученый Брауер, в результате продолжительных исследований о превращении насекомых, пришел к тому убеждению, что личинки этих животных распадаются на две группы, из которых одна представляет признаки очень позднего происхождения, тогда как другая более или менее полно сохраняет особенности родоначальника. Личинки этой второй категории легко могут быть сопоставлены с одним из низших бескрылых насекомых, живущим на земле (под камнями, под корою и пр.) и описанным под названием Campodea. Животное это замечательно не только потому, что сохраняет всего лучше признаки родоначальника всего класса насекомых, но в особенности еще и потому, что оно

связывает этот класс с классом многоножек. Campodea, несмотря на свою принадлежность к классу насекомых, до такой степени еще похожа на многоножек, что некоторые наблюдатели принимали ее за личинку последних, тем более, что, кроме шести вполне развитых ног, она имеет еще семь пар зачаточных конечностей. Брауер думал, что вывод этот может быть соглашен с предположением Фр. Мюллера о происхождении насекомых от Zoëa; но факты, им приведенные, рядом с результатами наблюдений над развитием насекомых в яйце приводят к убеждению, что шестиногие насекомые произошли не от шестиногой же Zoëa, а от многоногой формы, всего более близкой к нынешним многоножкам. Приблизительно в этом смысле высказался американский ученый Паккард (в 1869), по предположению которого первые сухопутные суставчатоногие должны были всего более походить на простейшего из ныне живущих представителей класса многоножек (на так называемых Pauropus), который связывает этих животных с низшими бескрылыми земляными блохами (Poduridae). В своих позднейших исследованиях Паккард попытался сделать еще дальнейший шаг для разрешения вопроса о происхождении насекомых: он предположил свести основные формы как этого класса, так и паукообразных и многоножек к основной шестиногой форме, сохранившейся всего лучше, по его мнению, в личиночной форме зудней и описанной под названием Leptus. Несмотря на все сочувствие к попыткам ученых свести разнообразные формы животных к общим прототипам, нельзя, однакоже, не признать несвоевременными ни эту теорию Паккарда, ни попытку Леббока установить кровное родство между суставчатоногими, коловратками и другими червями. Достаточно и того, что в короткий промежуток времени удалось найти насекомое, очевидно, очень близко подходящее к прародителю этого класса и связывающее его с соседним классом многоножек. Мнение Брауера о значении рода Campodea, разделяемое и Леббоком и многими другими зоологами, перешло недавно уже в учебник зоологии (Клауса).[94]

Другой ряд соображений, развитых Фр. Мюллером, именно положение, что приспособления, носящие на себе следы позднего происхождения, могут быть весьма разнородны (т. е. не гомологичны, с морфологической точки зрения), также нашло подтверждение со стороны специалистов. Изучая клещей, зудней и других паразитических паукообразных, Клапаред пришел к тому результату, что многие из этих животных стоят гораздо дальше друг от друга, чем от различных непаразитических родичей. Согласно с этим, органы прикрепления, развившиеся вследствие условий паразитической жизни, должны быть весьма разнородны, подобно тому как разнородны органы дыхания у сухопутных крабов. Факты, собранные Клапаредом, вполне подтверждают это положение; оказывается, что органы прикрепления могут образоваться не только на ногах и других конечностях паразита, но даже, в некоторых случаях, — на задней части тела.[95]

Не следует думать, однакоже, чтобы органы, получившиеся независимо друг от друга для одинаковой цели, необходимо были весьма разнородны. Возможно, что под влиянием сходных условий развития (тут говорится об условиях с самой широкой точки зрения) и сходного основного материала может получиться большое сходство между органами, несмотря на независимое (от наследственности) образование каждого из них. В этом смысле высказывается Оскар Шмидт, подводящий подобные случаи приобретенного сходства в категорию явлений *схождения* (конвергенции). С первого взгляда эти явления до того сбиваются на основное морфологическое сходство, зависящее от унаследования ранее приобретенных частей, что нередко ученые принимают результаты «схождения» за проявление полной гомологии; ближайшее исследование показывает, однакоже, где именно кроется ошибка. О. Шмидт обратился для проверки к частному случаю. Он занялся исследованием слухового органа у членов семейств кузнечиков и саранчей, который у обоих образовался независимо друг от друга, что видно уже из различного положения его на теле: у кузнечиков он помещается на голени, а у саранчей — при основании брюшка. В резуль-

тате своих наблюдений Шмидт пришел к убеждению, «что слуховые органы обеих групп могут быть сравниваемы только в самых общих чертах» и что гомология, установленная прежними учеными, есть только кажущаяся.

Подобно тому как в направлении, предшествовавшем новейшему трансформистскому, в направлении, главными представителями которого были Бэр, Иоганн Мюллер, Ратке, Рейхерт и др., главной целью сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований было отыскание общего плана организации, со времени восстановления трансформизма в качестве руководящего принципа выступило исследование и открытие генеалогической связи. В то время как в прежней морфологии гомологичными считали такие части, в которых выражается общий план, теперь на гомологию стали смотреть как на выражение общего происхождения и т. д. Таким образом, хотя изменилась только конечная интерпретация, самые же приемы исследования, установление гомологов, нередко с помощью едва заметных рудиментарных остатков, перешли целиком из предшествовавшей школы в новейшую. Но уже то обстоятельство, что прежнее понятие об общем плане заменилось более понятным и реальным представлением о родственной связи, повлияло благоприятным образом на направление исследований в области сравнительной анатомии и морфологии высших животных вообще. Главными деятелями в этой сфере являются Гёксли в Англии и Гегенбаур в Германии, оба — ревностные последователи теории трансформизма. Исследования последнего о конечностях позвоночных животных и главным образом установление прототипа (Metapterygium), от которого могут быть путем сравнения произведены все существующие формы конечностей, встретило сочувствие среди ученых, между которыми нашлось немало последователей [его]. Из числа последних одно из самых видных мест занимает дерптский профессор Александр Розенберг, напечатавший в 1873 г,

интересный этюд «О развитии скелета конечностей у некоторых позвоночных, отличающихся редуцированными членами». Этому ученому удалось доказать не только, что некоторые кости, встречающиеся у взрослых животных в рудиментарном состоянии, у зародыша представляют гораздо более полные зачатки (например, локтевая и малая берцовая у лошадей и двукопытных), но также и показать присутствие у зародыша таких зачаточных частей скелета, которых вовсе не существует у взрослого животного (например, вторая и пятая плюсневые кости у зародышей овцы). В то же время Розенберг пришел к убеждению, что многие кости, отсутствующие у исследованных им животных во взрослом состоянии, но входящие в состав прототипа конечности, как, например, большой палец, также не могут быть найдены и у зародыша, т. е. что исчезновение частей основного скелета может происходить целиком, не оставляя по себе следов в зародышевом состоянии.

К этой же категории морфологических исследований должны быть отнесены и некоторые работы относительно сравнительной анатомии скелета ныне живущих и вымерших животных. Наиболее замечательные результаты достигнуты в этом направлении по отношению к лошадям. Сравнение ныне живущих лошадей с разнородными вымершими формами привело к результату, что родоначальником настоящей лошади (рода Equus), характеризующейся однопалыми конечностями, должна быть признана ископаемая форма Hipparion (из последнего периода третичной эпохи), имевшая трехпалые ноги с сильно развитым средним и не прикасавшимися к почве двумя боковыми пальцами. Гензель обратил (в 1860 г.) особенное внимание на эти факты и, при помощи уродливых уклонений ног лошади, пришел к убеждению, что они должны быть объяснены с точки зрения трансформизма. Несколько позже этот вопрос был разработан базельским профессором Рютимейером, одним из первых авторитетов в рассматриваемом направлении. Сравнивая молочную и постоянную зубную системы лошадей, он доказал, что молочные зубы нынешней лошади более, чем постоянные,

приближаются к постоянным зубам среднеевропейской ископаемой лошади (из того же рода Equus), молочные зубы которой в свою очередь очень приближаются к зубам Hipparion. Таким образом, получается связный ряд, средний член которого занимает ископаемая лошадь четвертичной эпохи. Ряд этот пополняется еще более родом Anchiterium, близким родичем Hipparion'а из более древнего периода третичной эпохи, боковые пальцы трехпалой ноги которого касались земли, вследствие чего конечность представляла наибольшее подобие с ногою носорога (из ныне живущих форм).[96]

Рядом с двумя указанными путями, по которым пошли морфологи-трансформисты, обозначился еще третий, по которому направились люди, особенно наклонные к крупным и всеобъемлющим обобщениям. В Германии, стране, столь известной своей философией, направление это нашло особенно богатую почву, и маленький городок Иена, уже бывший несколько десятков лет назад, во времена Оккена, центром натурфилософской деятельности, сделался и теперь главным очагом новейшей натурфилософии, благодаря профессору зоологии Геккелю. Бывший ученик Иогана Мюллера, Геккель сначала работал в положительном направлении, обнаруживая не столько таланта и глубины мысли, сколько терпения и прилежания. В 1863 г. он напечатал свое первое большое сочинение о лучистых корненожках (Radiolarien), встретившее в ученом мире всеобщее сочувствие и сразу давшее его автору громкое имя в среде специалистов. В этом сочинении, к которому приложен атлас неподражаемых рисунков, было собрано громадное количество материала, большею частью нового. Но в числе последнего главное место заняли разнообразные, нередко весьма сложные формы скелета; в деле же более существенных сторон организации Геккель недалеко ушел от своих предшественников, и всего менее результатов добыл он относительно истории развития отдела, который в последнее время получил столь важную роль в науке. Вслед за этой монографией Геккель издал еще ряд исследований из области самых низших организмов,

исследований, снабженных по обыкновению мастерски выполненными рисунками.

Уже в сочинении о лучистых корненожках Геккель высказался в пользу трансформизма, но рядом с горячим сочувствием этому направлению он обнаружил столь необходимую в научном деле трезвость и осторожность. Впоследствии же, обращая чересчур серьезное внимание на нападки против Дарвина и трансформизма вообще, исходившие из лагеря отставших закоренелых специалистов, он принялся из всей силы бичевать их и мало-помалу развил в себе чересчур сильный парциальный дух и неизбежную при этом нетерпимость. Благодаря именно этим свойствам он приобрел себе большую популярность в Германии и получил огромное значение в качестве руководителя партии противников обскурантизма и клерикализма в этой стране; но, становясь популярным человеком, он все более и более делается популярным писателем, мало-помалу меняя научность на дилетантизм. Сделавшись безусловным поклонником дарвинизма, «апостолом» его, как некоторые называют, он отбросил строго научные приемы своего знаменитого старого учителя и не привил к себе неподражаемых высоких достоинств своего нового наставника в деле теории. В своей «Естественной истории мироздания» Геккель придал дарвинизму такой вид, в котором теория эта могла бы быть всего лучше понята неспециалистами, тем более что он облек ее в форму натурфилософской системы, особенно приятную немцам. Желая придать ей законченность и цельность, он стал приводить самые смелые гипотезы наряду с научными истинами и, наконец, потерял представление об основном отличии между теми и другими. Убедившись в существовании генеалогической связи между различными организмами и в том, что эта связь может быть всего лучше изображена при помощи древовидной схемы, Геккель не удовольствовался этим; несмотря на всю неполноту научных данных, он захотел тотчас же изобразить картину естественного родства между всевозможными организмами и, не одолев литературного матêриала и не проштудировав самостоя-

тельно большого количества групп, он приступил к выполнению своей задачи. Очевидно, что при таких условиях не могло получиться научных результатов и отсутствие положительных данных должно было повлиять на усиление гипотетической и фантастической стороны. Неудивительно поэтому, что мимоходом и притом очень осторожно высказанное Фр. Мюллером предположение о происхождении насекомых от Zoëa (см. выше) тотчас же было подхвачено Геккелем и поставлено в основание самых произвольных толкований о происхождении насекомых и сухопутных суставчатоногих вообще. «*Во всяком случае* наземные суставчатоногие (Tracheata) развились из ракообразных, и *в высшей степени вероятно*, что они произошли от Zoëa»,— писал Геккель в 1866 г. Но дальнейшие исследования (о которых было упомянуто выше), произведенные не Геккелем и независимо от него, должны были показать несостоятельность этих воззрений, что отразилось на позднейших изданиях его «Естественной истории мироздания». Не упоминая, однакоже, ни об исследованиях Брауера и Леббока, ни о критике со стороны Паккарда, Геккель высказывается уже следующим образом о происхождении Tracheata: «Развилась ли та основная форма всех сухопутных суставчатоногих, которую я прежде обозначил названием Protracheata, непосредственно из настоящих кольчатых червей, или же предварительно из Zoëa-образных ракообразных — будет, вероятно, показано впоследствии ближайшими исследованиями и сравнением развития Tracheata, ракообразных и кольчатых червей». По одному тому, что тут идет речь о происхождении целой большой группы (самой богатой во всем животном царстве) от столь различных животных, каковы ракообразные и кольчатые черви, можно уже судить о степени шаткости, несвоевременности и ненаучности приемов, употребляемых Геккелем. Я выбрал этот пример только потому, что мне пришлось уже говорить выше об исследованиях Фр. Мюллера, Брауера и др. о том же предмете, вследствие чего читателю легко будет самому сравнить методу научных трансформистов-морфологов с приемами новейшей иенской натур-

философии. Характерно еще то обстоятельство, что Геккель, выдвигая на первый план самые смелые гипотезы, ни в одном своем сочинении не упоминает о мнении Брауера относительно Campodea, в пользу которого высказались уже очень многие компетентные ученые и которое составляет одно из важнейших приобретений новейшего времени в трансформистском направлении. Исследования Рютимейера о сравнении молочных зубов позднейших форм с постоянными более ранних Геккель вовсе проходит молчанием, и даже о столь важном вопросе, как генеалогия лошадей, он говорит мимоходом, вскользь, несмотря на то, что этот результат есть до сих пор единственный, общепризнанный пример происхождения ныне живущего рода от конкретной ископаемой формы.

Приемы, подобные указанным, Геккель перенес из своих популярных книг и в область научных трактатов. Последние его специальные сочинения носят на себе уже резкие следы дилетантизма, как это и было показано некоторыми критиками. В настоящее время он публикует ряд статей, в которых намеревается сделать для всего животного царства нечто подобное тому, что сделал Фриц Мюллер для класса ракообразных. Положение, выработанное первою натурфилософскою школой («Evolutionem, quam prima aetate quod subit animal, evolutioni, quam in animalium serie observandam putant, respondere») и потом восстановленное Л. Агасси в форме закона эмбриональных типов (по которому ранние органические формы соответствуют зародышам позднейших), было затем включено Дарвином в состав его теории и затем, как было показано выше, развито далее и полнее Фр. Мюллером по отношению к беспозвоночным и Рютимейером по отношению к позвоночным. Геккель сделался горячим поклонником этого воззрения и возвел его в «самый высший биогенетический основной закон», давши ему следующее общее выражение: «онтогения (т. е. развитие особи) есть краткое и быстрое повторение филогении (т. е. процесса развития вида, так сказать, палеонтологического развития).[97]

Желая приложить этот закон ко всему животному царству,

он обратился к «онтогении» и стал искать в ней указаний на общего прародителя всех животных. Геккель взялся за эту тему как раз в то время, когда целый ряд ученых исследователей, в особенности несколько русских зоологов с проф. Ковалевским во главе, посвятили себя постановке и разработке основных вопросов сравнительной эмбриологии. В самом начале своих исследований в этом направлении, давших сразу целый ряд блестящих результатов, проф. Ковалевский нашел, что ранние процессы развития у очень многих животных совершаются в высшей степени сходным образом. Он убедился в том, что на пузырьке, получающемся вследствие раздробления яйцевой клеточки, образуется углубление, которое переходит в первичный пищеварительный канал, так что на очень ранней стадии развития зародыш состоит уже из двух концентрических мешков (внешнего — кожного и внутреннего — пищеварительного), из которых внутренний открывается наружу отверстием (первичным ртом). Проф. Ковалевский нашел также, что в то время как у одних животных подобное состояние протекает внутри яйцевой скорлупы в течение зародышевого развития, у других оно становится личиночным, причем описанный двойной мешок, покрытый на всей поверхности мерцательными ресничками, высвобождается из оболочки яйца и начинает вести самостоятельную жизнь в воде. Открывши подобное личиночное состояние и у низшего представителя позвоночных животных (так называемой ланцетной рыбы, Amphioxus), проф. Ковалевский пришел к заключению, что оно «представляет основной план по крайней мере для очень многих форм». Он полагал возможным даже, что этот способ развития окажется всеобщим для целого животного царства, но он не решался утверждать этого ввиду того, что сравнительная эмбриология еще только что начинает складываться и что делать такие капитальные выводы можно не иначе, как при существовании достаточного количества положительных данных. Сначала он сомневался в том, что описанные несколькими авторами другие способы первоначальных процессов развития соответствуют действи-

тельности, но потом сам убедился в их справедливости, и это должно было еще более укрепить в осторожном отношении к делу. Но, как это нередко случается, крупное обобщение, на которое не решается ученый ради требований положительного метода, делается менее осторожным дилетантом, и таким образом получаются всеобъемлющие, иногда даже изящные теории, которым недостает только одного — прочности. В настоящем случае эту роль дилетанта выполнил Геккель в своей так названной теории Гастрэа (Gastraea-Theorie). Все положительное, плодотворное, что в ней есть, принадлежит не ему, а было сделано другими и главным образом проф. Ковалевским. Геккелю принадлежит только распространение способа развития, исследованного русским ученым, на весь животный мир (исключая инфузории) и установление длинной терминологии (местами очень удачной, местами же совершенно бесполезной) и классификации с совершенно схоластическим оттенком.[98]

Я не считаю ни возможным, ни нужным вдаваться здесь в подробное рассмотрение и критику теории Гастрэа (для чего несравненно более подходящи специальные журналы), но не считаю также позволительным и пройти ее молчанием ввиду общего внимания, возбужденного ею в науке.

Все животное царство Геккель делит на две большие группы: 1) на простейшие, или одноклеточные, и 2) на «кишечные животные», у которых тело состоит из тканей и у которых всегда существует кишечный канал. Вот эти-то животные второй категории (Metazoa), к которой относятся все позвоночные, мягкотелые, суставчатоногие, иглокожие, черви и животнорастения, и произошли от одного общего прародителя, названного Геккелем «гастрэа». В эпоху первобытной жизни на земле, во время «Лаврентьевской формации», море было населено различными видами гастрэй, от которых не сохранилось никакого прямого следа, но которые обнаруживаются теперь во время развития самых разнородных животных в виде личиночной формы, открытой у многих животных проф. Ковалевским и названной Геккелем «гаструла». Эта гаструла и есть тот двойной мешок,

о котором я говорил выше. Устройство ее чрезвычайно просто. Она имеет вид овальной, микроскопически малой личинки, плавающей посредством мерцательных ресничек и состоящей из верхнего, или кожного, слоя и внутреннего, или кишечного, пласта. Последний открывается наружу ротовым отверстием («первобытным ртом» Геккеля). Первобытная гастрэа отличалась от гаструлы «вероятно только той существенной чертой, что у нее уже существовали обособленные органы размножения». Гастрэа произошла от другой еще более первобытной формы, которую Геккель назвал «планеа» и которая имела вид пузырька, состоящего из одного слоя клеточек и не имеющего ни рта, ни какого-либо другого органа. Из гастрэй первобытного моря одни плавали на поверхности и вследствие того получили лучистое сложение, тогда как другие жили на дне и, ползая, приняли двоякосимметричное сложение, причем своей брюшной поверхностью они были обращены вниз. От гастрэй первой категории получились лучистые животнорастения (зоофиты), а от симметричных гастрэй образовались начальные представители червей и остальных отделов кишечных животных. Из ныне живущих организмов, не говоря, конечно, о личиночной форме гаструлы, всего больше приближаются к гастрэе гидры и некоторые простейшие из губок, т. е. представители животнорастений.

Вот в общих чертах содержание теории гастрэа. Научное основание ее Геккель видит в том, что гаструла у всех исследованных животных совершенно одинакова и составляющие ее тело два слоя совершенно соответственны (гомологичны) у всех кишечных животных. Геккель сам говорит, что «без доказательства истинной гомологии обоих первичных листов у всех кишечных животных теория Гастрэа не может существовать». Мнения ученых о критерии морфологического соответствия различны. Одни выдвигают на первый план одинаковый способ происхождения, другие же, напротив, основывают заключение по тому, одинаковы ли органы, получающиеся из данных листов (или пластов, или слоев, как их тоже называют).

Геккель склоняется в пользу последнего воззрения и потому, для доказательства основного пункта теории, ему необходимо (с его же точки зрения) доказать соответствие обоих пластов гаструлы или, что то же, обоих первичных пластов у всех кишечных животных. Без запинки он уверяет читателей, будто представил это доказательство. «Нервная система произошла *несомненно* у всех кишечных животных из верхнего (или наружного) пласта», говорит он. Между тем еще в 1867 г. было высказано положение, что у головоногих моллюсков (и у некоторых других представителей того же типа) эта система происходит не из верхнего пласта, а из среднего, отсутствующего у гастрэи.[99] Положение это было в новейшее время подтверждено г. Усовым в статье, на которую ссылается сам Геккель. Несмотря на все это, он проходит весь этот вопрос молчанием.* Итак, не доказано, чтобы первичные пласты были всюду гомологичны, и утверждение Геккеля было по меньшей мере преждевременным. Если мы обратимся к вопросу о происхождении пластов, то и тут найдем весьма заметные отличия. Правда, Геккель и тут утверждает, будто он «*доказал*, что первоначальный способ образования гаструлы всюду совершается путем углубления одной половины мешка внутрь другого. Но какого рода доказательства представил он? Несколько авторов в один голос утверждают, что у различных животнорастений, животных, стоящих (с анатомической точки зрения) всего ближе к гаструле, встречаются два способа образования последней: один — посредством углубления, другой — помимо этого процесса.

---

* Эта критика может показаться многим слишком умеренной. Я в самом деле должен был обойти много резких сторон в приемах и аргументации Геккеля, отчасти потому, что не считаю уместным вдаваться здесь в полемику, отчасти же потому, что Геккель, против которого я восстал в специальном журнале и который в ответ разразился ужасной филиппикой, считается моим врагом в науке, и вследствие того многие из моих слов могли бы показаться пристрастными людям, не посвященным в специальность сравнительной эмбриологии.[100]

Геккель разрешает это недоразумение следующим образом. Безусловно признавая справедливость всех показаний об углублении, он подвергает сомнению все наблюдения об ином образовании гаструлы, несмотря на то, что оба способа были видены одними и теми же наблюдателями и на то, что сам он высказывает свое сомнение голословно, не на основании самостоятельных исследований. На случай же, если бы подвергаемые им сомнению показания оказались справедливы, он крайне аподиктически утверждает, что только углубление составляет первичный процесс, тогда как другой способ, который может быть в конце концов сведен на этот первичный, произошел вторично, «вследствие извращения и сокращения (?) развития». На вопросы, почему же именно этот способ есть извращенный и почему получилось такое извращение, несмотря на то, что развитие в обоих случаях совершается при одинаковых условиях — Геккель не дает никакого ответа. Он даже не ставит этих вопросов, так же как и другого, еще более важного для его теории вопроса, именно: не представляют ли сами гаструлы у различных животных признаков «извращения и сокращения»; в самом ли деле все их особенности повторяют свойства первичной гастреи? Кроме двух мешков, у гаструлы существует еще один орган — первичный рот. На него должно быть обращено особенное внимание, так как это единственная часть, кроме пластов, которая может служить точкою опоры для сравнительного исследования. Геккель обошел и этот вопрос, несмотря на его очевидное значение. Между тем из сравнения гаструлы у очень близких между собою животных (например, у различных представителей класса морских кубышек, голотурий) оказывается, что в одних случаях «первичный рот» ее переходит в рот взрослого животного, а в других случаях он превращается в выводящее отверстие кишечного канала. Из этого возможен только один вывод, что «первичный рот» у различных гаструл не соответствен, откуда в свою очередь следует, что гаструлы сами подверглись влиянию «извращения» развития (ценогенетическому процессу, по терминологии Геккеля).

Сказанного достаточно для того, чтобы притти к заключению, что если бы Геккель не выходил из затруднений путем произвольных выводов, держался бы более положительного метода и основывал свои теории на почве самостоятельных исследований, то он, подобно проф. Ковалевскому и другим наблюдателям в области сравнительной эмбриологии, не выступил бы так поспешно с готовой всеобъемлющей теорией, а употребил бы все усилия для того, чтобы предварительно упрочить научный фундамент ее.[101]

Как теорию Гастрэа, так и другие свои специальные и популярные произведения Геккель связывает с философским воззрением на природу, которому он дал новое название — монизм. Ввиду этого многие думают, будто и самое воззрение заключает в себе нечто новое и будто в сочинениях Геккеля заключается основа новой философии. В действительности же монизм есть, как говорит и сам Геккель, не что иное, как механическое миросозерцание, особенно развившееся в предшествовавшем поколении и сделавшееся общепринятым в науке. Название «монизм» придумано им только в pendant к дуализму, термину, с давних пор получившему право гражданства в науке и литературе.[102]

Представленный читателю очерк направлений и результатов трансформистической морфологии показывает, между прочим, что в этой отрасли на первый план выступает теория трансформизма, как заменяющая прежнее представление об общем плане организации. Частные же виды этой теории, между прочими, следовательно, и дарвинизм, остаются пока более или менее в стороне.[103] Морфология обозначена прежде всего установлением естественной системы, или генеалогии, органического мира; для нее поэтому чрезвычайно важно знать, от каких прародителей произошли данные существа, независимо от способов и причин изменения видов. Судя по тому, что в морфологии особенно важную роль играют рудиментарные органы,

можно предположить, что она должна заинтересовываться всего более изменениями организации, в силу употребления или неупотребления органов, т. е. в силу основного принципа теории Ламарка.[104]

Вопрос о постепенности или внезапности изменений стоит несколько ближе к современной морфологии, и хотя она не в состоянии решить его вполне и определить роль каждого из двух моментов, тем не менее она обладает данными, могущими несколько осветить его. В этом отношении особенно замечательны открытия между группами естественного родства, которое никак не могло быть предсказано или предусмотрено наукой. Я приведу два наиболее выдающихся примера. С давних пор ученые старались отыскать морфологическую связь между позвоночными и беспозвоночными животными. С этою целью исследовали многих беспозвоночных, высказывали предположения о родстве насекомых, головоногих и некоторых червей с представителями высшего типа, но все было безуспешно. Наконец, проф. Ковалевский, исследуя историю развития одной из очень низко стоящих групп животного царства (так называемых асцидий, причислявшихся к низшим мягкотелым), родство которой с позвоночными никем не было и не могло быть предугадано, показал, что из всех беспозвоночных асцидии в личиночном состоянии имеют самое ближайшее сходство с позвоночными. Другой пример представляют нам так называемые иглокожие (морские ежи, звезды, кубышки, лилии). Родство их с типом червей было общепризнано и основывалось на фактах сходства червеобразных иглокожих с наиболее лучистыми червями, так что были сделаны даже попытки установить генеалогию первых от последних. Между тем совершенно неожиданно было сделано открытие, что одно существо, в высшей степени оригинальное и потому стоящее очень изолированно в типе червей, существо, почти ничего общего не имеющее с иглокожими, тем не менее связано с ними не только ближе всех остальных животных, но даже ближе, чем некоторые представители иглокожих связаны друг с другом.[105] Очевидно, что в обоих

примерах мы встречаемся с чрезвычайно крутыми и резкими генеалогическими поворотами, с такими случаями родства, где оно отделено друг от друга с первого взгляда непроходимой пропастью.

Заканчиваю очерк вопроса о происхождении видов. Я старался с возможною объективностью представить читателю исторический ход и современное состояние его и показать, что, несмотря на то, что за дело принялись самые способные и гениальные люди, научная разработка основных положений трансформизма еще только что начинается. При изложении почти каждого частного вопроса я должен был указывать на неполноту наших сведений, которая особенно чувствительна в деле таких основных пунктов, как, например, борьба за существование, естественный подбор и изменчивость. Науке трудно будет управиться с затруднениями и дать ответ на многие существенные вопросы, пока целое поколение ученых не примется дружно за разработку их. Одна из главных целей этого очерка и состояла именно в том, чтобы, указав на такие вопросы, сделать более доступной их научную разработку и чтобы вообще облегчить серьезное изучение «трансформизма».

ИССЛЕДОВАНИЯ О ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ПИЩЕВАРЕНИИ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

1883





Занимаясь[106] уже несколько лет некоторыми вопросами касательно генеалогии Metazoa, я пришел к убеждению, что такие вопросы нельзя разрешать исключительно морфолого-эмбриологическим путем. Хотя морфология и ставит на первом плане именно органы атрофировавшиеся, следовательно, лишенные функции, или новообразующиеся, большей частью еще не функционирующие, однако для обсуждения генеалогического значения этих органов часто оказывается неизбежно необходимым знание их физиологической истории. Эмбриональное развитие животного или какого-либо отдельного органа представляет нередко весьма сложное соединение первичных и вторичных явлений, которые невозможно разграничивать с чисто эмбриологической точки зрения. Исследователи, занимающиеся сравнительной эмбриологией, хорошо знают, как трудно оценить генеалогическое значение данного явления и как часто при этом многие судят совершенно по личному усмотрению. Затруднения эти особенно чувствительны, ввиду того что первичные Metazoa большей частью вымерли, вследствие чего пробел между нынешними Metazoa и Protozoa весьма значителен.

Из сказанного видно, что, приступая к вопросу о генеалогическом развитии пищеварительного аппарата как одного из самых общих и древних органов кишечных животных (Metazoa), я должен был производить рядом с эмбриологическими наблюдениями над историей развития энтодермы также и физиологические исследования ее функции.

После того как было доказано, что все низшие Metazoa, как губки, кишечнополостные (Coelenterata) и вьюрушки (Turbellaria), переваривают воспринятую пищу внутри клеток,

можно было притти к общему заключению, что этот способ пищеварения составляет в организме Metazoa одно из немногих свойств, переданных простейшими (Protozoa), и дает, следовательно, хотя бы и малую, соединительную нить между обеими группами. Так как колониальные монады — организмы, представляющие наибольшее сходство с нынешними низшими Metazoa,[107] их личинками и зародышами,— не имеют еще разделения труда между особями, воспринимающими, т. е. переваривающими пищу, и особями локомоторными, то должен был явиться вопрос: не сохранили ли также и некоторые низшие Metazoa это первоначальное свойство воспринимать и переваривать пищевые частицы посредством всех вообще или известных разнородных клеток их тела. Чтоб ответить на этот вопрос, я производил в продолжение последних лет, и преимущественно во время шестимесячного пребывания в Мессине (октябрь 1882 — апрель 1883), ряд исследований, главный результат которых теперь и сообщаю.



I

ВНУТРИКЛЕТОЧНОЕ ВОСПРИНЯТИЕ ПИЩИ ПОСРЕДСТВОМ ЭКТОДЕРМНЫХ КЛЕТОК

Губки, у которых скорее всего можно было ожидать эктодермное пищеварение как у самых низших представителей ныне живущих Metazoa, оказываются весьма неудобными для более подробных исследований, ввиду того что у них эктодерма очень мало видна или же совсем не видна на живом животном. Если Крукенберг и говорит о переваривании у многих губок белковинных тел посредством их «эктодермной поверхности», то еще неизвестно, разумеет ли он действительно тот чрезвычайно тонкий слой плоских эпителиальных клеток, который, как известно, покрывает внешнюю поверхность тела губки. Во всяком случае едва ли возможно производить опыты над такой тонкой кожицей, выключая при этом участие блуждающих мезодермных клеток, прилегающих к эпидермису. Гораздо точнее высказывается Ленденфельд * в своей только что появившейся работе об австралийских аплисинидах. Он утверждает, что эктодерма этих губок способна воспринимать инородные тела, хотя и не для переваривания, но только для передачи их пищеварительным блуждающим клеточкам мезодермы. Как ни правдоподобен, повидимому, этот взгляд, однако тщетно будем искать строгого доказательства его у Ленденфельда.

* Ueber Coelenteraten der Südsee, т. II, Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVIII, 2, 1882, стр. 253.

Мои собственные наблюдения, произведенные над Ascetta primordialis и Halisarca lobularis, следовательно, над двумя губками с исключительно развитой эктодермой, дали решительно отрицательный результат. Последний из названных видов я еще недавно снова исследовал, но так же неудачно: плавающие в воде частички кармина проникали в изобилии во внутрь энтодермных, т. е. мезодермных клеток, но эктодерма оставалась свободной от них.

Из сказанного я могу только заключить, что как ни правдоподобно a priori воспринятие, т. е. переваривание пищи у губок посредством эктодермных клеток, однако до сих пор оно еще далеко не доказано. Более благоприятным для данного исследования предметом служат некоторые настоящие Coelenterata (кишечнополостные) или Cnidaria.

Об эктодермном воспринятии пищи у животных этой группы существует, насколько мне известно, только одно сообщение Мережковского*, в котором, при описании Bougainvillea, лишенной желудка,[108] он высказывает убеждение, что у этой медузы вся пища набирается из морской воды посредством эктодермы. Но он ясно говорит, что никогда не видал в эктодерме твердых тел, почему полагает, что рассматриваемая ненормальная Bougainvillea питается через удержание органических веществ, растворенных в морской воде.

Так как уже с давних пор известно, что эктодерма гидрополипов образует ложные ножки, или псевдоподии, которые нередко сливаются в плазмодиальные образования, то я предположил, что эти клеточные отростки (т. е. ложные ножки) способны воспринимать также и твердую пищу. Однако до сих пор предположение это подтвердилось только для так называемых нематокаликсов (Nematocalyces) плумулярии.[109] Если к воде, содержащей плумулярии [кроме Plum. setacea Ellis, я исследовал еще другой вид, с большими гонофорами (поло-

* Sur une anomalie chez les Hydromeduses et sur leur mode de nutrition au moyen de l'ectoderme. Archives de zool. expér., т. VIII, 1879 и 1880, стр. XLII.

выми почками), близкородственный Plum. halecioides], прибавить немного порошка кармина, то через некоторое время видно, что более или менее значительное количество карминных зернышек проникло в эктодерму нематокаликсов. Опыт этот я часто повторял и всегда с одинаковым результатом. Хотя отсюда еще нельзя прямо вывести заключения, что эктодерм нематокаликсов имеет пищевоспринимательную функцию, однако факт достаточно замечателен, чтоб подробнее исследовать этот предмет. Наблюдение показало мне, что упомянутые органы производят своими свободно выступающими концами разнообразные псевдоподические движения: конец иногда притягивается к бокалу, т. е. к сидящему в нем полипу, но большей частью расстилается плоско по его стержню, причем обыкновенно более или менее обхватывает его. Эктодермные клетки таких подвижных концов не различаются одна от другой и, повидимому, превратились в общую протоплазматическую массу, выпускающую несколько псевдоподий. Медленные ползущие движения концов нематокаликсов служат, вероятно, для очистки соседних частей полипа, на что указывает присутствие в их эктодерме различных зернышек. Более положительные результаты получаются при наблюдении таких полипняков Plumularia, которые уже провели некоторое время в банках. Плумулярии, подобно многим родственным им полипам,— весьма нежные организмы, живущие в заточении только короткое время; но при этих условиях вымирает не весь полипняк, но только его головка; мягкие же части ствола, а также нематокаликсы остаются живыми и при благоприятных условиях производят даже новых полипов. Только что названные органы (Nematocalyces) служат буквально для пожирания отмирающей головки — явление, которое я наблюдал несколько раз у исследуемых мною двух видов плумулярий. Когда полип превратится в круглый комок без щупалец, подвижной конец нематокаликса вползает в бокал, садится на верхний конец комка и постепенно принимает в свою эктодерму его содержимое. Поэтому мы и видим, что на второй день заточения, когда

большей частью головки уже исчезли, большинство нематокаликсов содержит в своей эктодерме множество разнородных зернышек. Дальнейшее наблюдение таких насыщенных нематокаликсов показало мне, что содержимое, воспринятое ими, остается в них, а не передается в энтодерму, что мне казалось весьма возможным. В продолжение тех немногих дней, пока эти органы еще жили в моих банках, я не мог приметить в них никаких значительных изменений, так что пока высказываю только как предположение, что они переваривают съеденные зернышки и затем доставляют материал для образования новых головок полипа. Таким образом, так называемые нематокаликсы можно было бы рассматривать как органы, имеющие преимущественно, так сказать, профилактическую роль: они пожирают некротические части и ощупывают также соседние органы, вероятно, для того, чтобы воспринять в себя и этим уничтожить действие вредных веществ. Охранительная роль против других животных стоит уже только на втором плане, что особенно подтверждается тем, что самый большой вид плумулярий обыкновенно не имеет крапивных капсул в своих «нематокаликсах».[110]

Мне кажется вероятным, что своеобразные органы у Eudendrium racemosum, описанные Вейсманом,* а также усики Campanularia angulata, которые наблюдал Фрэпон,** имеют подобную же функцию, как нематокаликсы плумулярии.

Другой пример воспринятия твердых пищевых веществ эктодермными клетками я нашел у актиний. Уже 3 года тому назад, производя опыты кормления над Actinia mesembryanthemum, я сделал наблюдение, что кончики щупалец этой актинии обыкновенно вбирают в себя очень много зернышек кармина. При произведенном в прошлом году исследовании живородящей съедобной актинии пантано (которая, вероятно, тождественна с Bunodes sabelloides, новым видом, найденным д-ром Андресом) я нашел, что ее личинки почти постоянно содержат в своей экто-

* Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel, т. III, 1882, стр. 1.

** Recherches sur l'organ. histol. et le develop. de la Campanularia angulata. Archives de zool. expér., т. VIII, 1879—1880, стр. 442.

дерме значительное количество посторонних веществ. Чем моложе личинка, тем больше содержание в ней инородных зернышек. Иногда Gastrulae (стадия развития личинки) кажутся уродливыми, с несимметрическими вздутиями на теле, причем они совершенно грязны. Ближайшее наблюдение сейчас же показывает, что грязь эта не пристала извне, но находится внутри эктодермных клеток; она состоит из черных, неправильных, часто угловатых телец, а также из правильных, кругловатых, белковинных и жировых зернышек. Весь периферический слой эктодермы кажется обыкновенно однородным, свободным от посторонних примесей; при исследовании живых личинок кажется, будто эктоплазма всех эктодермных клеток сплавлена; инородные тела появляются лишь в более глубоких областях протоплазмы, либо перед ядром, либо за ним. Обыкновенно тела эти лежат непосредственно в протоплазме, в некоторых же случаях они находятся внутри вакуол, что указывает уже на некоторый пищеварительный акт. Посторонние тела, лежащие в эктодерме, совершенно однородны с теми, которые находятся в энтодерме, а также в кишечной полости личинки; этого вполне достаточно, чтоб доказать, что тела эти не принадлежат самому существу личинки, но восприняты ею извне. Личинки актиний, находящиеся еще в теле матери, оказываются ее нахлебниками — они живут на счет пищи, воспринятой матерью. Зернышки кармина, плавающие в воде, в которой живут вынутые из тела актинии личинки, пожираются эктодермными клеточками помощью очень коротких псевдоподий на их свободной поверхности.

У личинок с разобщенной (камерной) энтодермой содержание в эктодерме инородных веществ гораздо меньше. Молодые, еще находящиеся в матернем теле актинии, в эктодерме которых нельзя более отыскать посторонних тел, сохраняют способность воспринимать карминные зернышки, попадающие преимущественно в эктодерму щупалец и овального диска. Правда, очень трудно проследить непосредственно дальнейшие изменения воспринятых тел как в эктодерме, так и в энтодерме; но

едва ли возможно предположить, что они поглощаются не для потребления, а для какой-нибудь иной цели.

Как на другой пример эктодермных клеток, воспринимающих пищу, можно указать на питающиеся яйца из яичников тех животных, у которых женские половые продукты, несомненно, образуются из эктодермы. Сюда относятся, например, яйца тубулярии и, по Коротневу,* также яйца гидры. У первого упомянутого гидрополипа я видел, как молодые амебовидные яйца из яичников поглощали и переваривали соседние половые клетки.[111] У зимующих гидр, по словам Коротнева (l. с., стр. 48), молодые эктодермные клетки поедают старое поколение — показание, которое автор приводит, к сожалению, без доказательства.

* В его статье о Myriothela и гидре, М., 1882, стр. 43.



II

ВНУТРИКЛЕТОЧНОЕ ВОСПРИНЯТИЕ И ПЕРЕВАРИВАНИЕ ПИЩИ ПОСРЕДСТВОМ БЛУЖДАЮЩИХ МЕЗОДЕРМНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Мы видели, что воспринятие пищи эктодермой удается наблюдать только в немногих исключительных случаях, но легко убедиться в способности блуждающих клеток мезодермы поглощать и переваривать твердую пищу. Уже с давних пор было известно, что питание пресноводных губок совершается помощью поглощающих амебовидных клеток, только не было определено морфологическое положение этих элементов. После того как я высказал мнение,* что их следует сравнивать с мезодермой других животных, Ф. С. Шульце** мог фактически провести этот взгляд благодаря открытию у взрослых губок настоящей эктодермы и благодаря более подробному гистологическому исследованию этого слоя, так что в настоящее время взгляд этот можно, конечно, считать общепризнанным. С другой стороны, теперь единогласно принято, что мезодермные клетки играют значительную роль в деле питания у всех губок; только некоторые исследователи (Бальфур, ф. Ленденфельд) думают, что одни эти клетки, исключительно, выполняют переваривание воспринятых веществ, тогда как другие естествоиспытатели

---

* Zur Entwickelungsgesch. der Kalkschwämme, Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, стр. 10.

** Ueber den Bau und die Entwickelung von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXV, прилож., стр. 258.

признают участие в этой функции также и энтодермы. Я не стану вдаваться здесь в дальнейшее рассмотрение этого вопроса, во-первых, потому что для нас пока безразлично, переваривают ли энтодермные клетки или нет, и, во-вторых, потому что я сообщу об этом в главе о внутриклеточном пищеварении в области энтодермы. О губках же я упомянул только для того, чтоб напомнить читателю, что пищеварение у этих животных помощью мезодермных клеток — уже признанный факт; это пригодится нам при сравнении с высшими животными.

Кроме этих наблюдений над губками, я должен упомянуть здесь о показаниях ученых относительно воспринятия твердых частиц красящих веществ кровяными тельцами многих беспозвоночных животных. При впрыскивании индиго у Tethys Геккель* первый констатировал факт, что частички индиго проникли внутрь кровяных телец. Впоследствии он мог подтвердить это открытие на некоторых-других беспозвоночных животных. Но Геккель не заметил сходства этого факта с вышеупомянутыми явлениями у губок и даже решительно высказался позднее** против либеркюновских показаний относительно воспринятия пищи блуждающими клетками бадяги, Spongilla. Открытие Геккелем проникания твердых красящих веществ в кровяные тельца послужило исходной точкой для целого ряда важных находок в области гистологии позвоночных животных и, преимущественно, в патологической гистологии, тогда как собственно зоологи не обратили на него большого внимания.

Воспринимательная и пищеварительная функция блуждающих мезодермных клеток*** — весьма разносторонняя. Она выражается наглядным образом в явлениях всасывания (resorptio) ненужных частей. Это явление я мог лучше всего проследить у некоторых личинок иглокожих (Echinodermata),

* Radiolarien, 1862, стр. 104.

** Die Kalkschwämme, т. I, 1872, стр. 372.

*** Я замечу здесь сейчас же, что под блуждающими мезодермными клеточками я разумею как так называемые амебовидные клетки соединительной ткани, так и подвижные лимфатические и кровяные тельца.

а именно у Auricularia синапты и у так называемой Bipinnaria asterigera.[112] У обеих образуется, как известно, значительное количество амебовидных клеточек, помещающихся между эктодермой и энтодермой и служащих для образования всего скелета, вообще всей cutis взрослого животного и, может быть, также для глоточной мускулатуры личинки. Но роль мезодермных элементов не ограничивается только этими морфогеническими превращениями; при наступлении метаморфоза, который, как известно, очень сложен и связан с утратой многих органов личинки, мезодермные клетки вбирают в себя множество отделившихся клеточных частичек, чтоб их затем совершенно переварить. Обыкновенно еще до начала настоящего превращения у Auricularia мезодермные клетки густо скопляются под ресничным пояском, так как именно здесь начинаются явления всасывания. На этом месте появляются затем кругловатые белковинные шарики — остатки клеток ресничного пояска,— которые пожираются затем мезодермными клетками. Благодаря прозрачности Auricularia и легкости наблюдения ее в живом состоянии, можно проследить процесс воспринятия и переваривания на одной и той же клетке. Иногда белковинный шарик остается довольно долго на поверхности клетки и затем вдруг быстро поглощается протоплазмой; в других случаях поглощение шарика совершается так медленно, что его можно срисовать в различных стадиях.[113] По отношению к продолжительности переваривание и воспринимание белковинных шариков совершаются весьма неравномерно. В некоторых случаях процессы эти идут очень быстро, тогда как в других можно наблюдать съеденные шарики иногда по целым часам, не замечая еще в них никаких изменений.

У Auricularia описанные явления всасывания повторяются два раза в продолжение ее превращения. Сначала — во время перехода в так называемую куколку, причем значительная часть продольного ресничного пояска пропадает, т. е. материал его поедается мезодермными клетками. Обыкновенно в это время эти клеточки содержат в себе множество белковинных шариков,

которыми они иногда кажутся переполненными. В продолжение стадии куколки воспринятые шарики перевариваются, после чего мезодермные клетки наполнены множеством прозрачных, как вода, вакуол. При превращении куколки в молодую синапту мезодермные клетки снова начинают есть, причем густо скопляются под ресничными кольцами и подбирают отделяющиеся здесь шарики. Явления эти вполне сходны с вышеописанными.

Подобным образом совершаются также всасывательные процессы у личинок астерид, у которых при превращении атрофируются целые части тела личинки. Здесь также образуются, как остатки распадающихся клеточек, различной величины белковинные шарики, которые постепенно поглощаются и перевариваются мезодермными клетками.[114]

Так как описанные явления я наблюдал постоянно при метаморфозе, то не сомневаюсь, что в жизни личинки иглокожих они представляют нечто нормальное, существенное и что, следовательно, процесс всасывания совершается мезодермными клеточками подобно тому, как это известно относительно всасывания костной ткани у позвоночных животных. Но у исследуемых мною личинок иглокожих я никогда не видал, при описанных явлениях, образования так называемых многоядерных гигантских клеток, или остеокластóв, которое при костном всасывании принадлежит, как известно, к обыкновенным явлениям.

Едва ли можно допустить, что описанная роль амебовидных мезодермных клеток ограничивается исключительно иглокожими. Я полагаю, напротив, что она повторяется у всех животных, имеющих сложное превращение. Так, я имею основание предполагать, что в чрезвычайно сложных явлениях метаморфоза асцидий мезодермные клетки также принимают активное участие. Правда, мне не удавалось подтвердить это у Ascidia intestinalis, но, как я думаю, исключительно по той причине, что блуждающие клетки здесь очень малы; во всяком случае, я часто видел внутри этих клеток жирообразные блестящие шарики. Но если догадка моя подтвердится, то мы получим более

простое объяснение для таких явлений, как, например, переход атрофирующегося нервного центра в скопление кровяных телец, явление, которое обыкновенно объясняют как непосредственное морфогеническое превращение ганглиозных клеток в кровяные тельца.

Я должен еще напомнить здесь, что Ганин * высказал в 1876 г. предположение, что при так называемом гистолизе мышечных волокон мухи мезодермные клеточки имеют активное значение. Он говорит: «В продолжение первого периода развития я не раз наблюдал, как свободные амебовидные мезодермные клетки, находящиеся в нижней полости, пристают к наружной поверхности мышечных конгломератов,[1] проникают иногда довольно глубоко внутрь их и, вероятно, активно питаются на счет вещества прежней мышечной ткани личинки». К сожалению, позднейший наблюдатель гистолиза у мух, Виалланес,** не обратил достаточно внимания на наблюдение Ганина.[115] Тогда как его собственные рисунки указывают на то, что при метаморфозе мух происходит деятельное воспринятие пищи со стороны мезодермных клеток, в тексте он поясняет свои наблюдения совершенно в ином смысле. Так, например, он принимает за атрофированные кровяные тельца, похожие на гнойные клетки, такие элементы, которые, по всей вероятности, просто наелись жировых шариков, и его «cellules musculaires», которые он производит из мышечного распада, вероятно, также — наевшиеся амебовидные мезодермные клетки.

Как ни определенно выражена пищевоспринимательная деятельность мезодермных клеток при метаморфозе, однако она не ограничивается исключительно этим явлением. Шнейдер *** наблюдал в 1880 г., что у Hirudinea всасывание половых

* К познанию постэмбрионального развития насекомых, Варшава, 1876, стр. 40.

** Recherches sur l'histologie des Insectes. Annales des sciences naturelles, т. XIV, 1882, стр. 135, 158.

*** Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz., 1880, стр. 19.

продуктов совершается при помощи амебовидных блуждающих клеток, которые имеют большое сходство с кровяными тельцами, — наблюдение, которое я могу подтвердить также на Aurelia aurita. Многие яичниковые яйца этой медузы окружаются амебообразными мезодермными клетками и затем совершенно пожираются ими. К этим случаям подходит также следующее замеченное мною явление. Если пилидиумы содержатся долгое время в банках, то постепенно происходит атрофия их немертинных придатков, которые также поглощаются амебовидными мезодермными клетками. Таким образом получаются совершенно нормальные пилидиумы, которые только лишены немертин и содержат множество блуждающих клеток, переполненных пищевыми веществами.

Во всех рассмотренных случаях дело идет о поедании мезодермными клетками материала, который возникает в самом организме данного животного и только в известный момент становится излишним. Но легко доказать, что амебовидные клетки способны воспринимать и, по возможности, переваривать также совершенно посторонние вещества. Если рассмотреть только что пойманных из моря прозрачных животных, имеющих мезодерму (как личиночных форм, так и взрослых особей), то рядом с множеством совершенно пустых мезодермных клеток встречаются и такие, которые содержат в себе посторонние тела. Последние обыкновенно чрезвычайно разнообразны. Так, например, попадаются клетки, совершенно переполненные множеством неправильно очерченных, сильно преломляющих свет телец, в которых без труда можно узнать обыкновенные составные части земляной грязи; другие клетки содержат незначительное количество подобных же, хотя гораздо меньших телец, которые уже не лежат непосредственно в протоплазме, но заключены в вакуолах; встречаются также, между прочим, палочкообразные тела; в мезодермных клетках личинок иглокожих а также Ctenophorae (Beroë) и Pilidium я довольно часто находил пустые крапивные капсули. Судя по всему тому, что я видел относительно воспринимания посторонних тел мезо-

дермными клетками, я полагаю, что тела эти проникают через наружную стенку внутрь животного и только уже здесь пожираются блуждающими клетками, которые поэтому обыкновенно скопляются непосредственно под эпидермисом в достаточном количестве для воспринятия в себя всех инородных веществ, проникших в тело животного. При моих прежних опытах над внутриклеточным перевариванием у Ctenophorae я уже мог засвидетельствовать тот факт, что плавающие в воде карминные зернышки не только проникают внутрь энтодермных клеток, но воспринимаются также блуждающими мезодермными элементами;* однако в то время я не мог ёще точно определить, каким образом это происходит.

Так как наблюдения над всасывательными явлениями, с одной стороны, и частые случаи содержания совершенно посторонних тел — с другой, указывали на чрезвычайно развитую способность мезодермных клеток воспринимать и переваривать различные вещества, то я произвел несколько опытов, чтоб получить более точное понятие об этой способности. Самым лучшим предметом исследования оказались Bipinnaria asterigera и Phyllirhoë bucephalum, так как эти животные при своей совершенной прозрачности достаточно велики, чтоб можно было удобно производить над ними необходимые, правда, совершенно простые опыты. Кроме того, оба выбранных мною вида, в особенности же последний, довольно живучи, так что прекрасно переносят операцию. Если впрыснуть через тонко вытянутую стеклянную трубочку под эпидермис исследуемого животного немного воды, содержащей кармин или индиго, то мы увидим, что зернышки красящего вещества вскоре воспринимаются мезодермными клетками. У Phillirhoë последнее выполняется не обоими видами амебообразных клеток, находящихся в мезодерме но только меньшей формой. Большие блуждающие клетки, принимающие иногда совершенно своеобразный вид, отличаются

* Ueber die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anz., 1880, стр. 262.

более плотной протоплазмой с вакуолями и не содержат в себе никаких твердых посторонних тел; у Phillirhoë, в тело которой был впрыснут карминный порошок, я видел внутри таких больших клеток розовые пятна, появившиеся от кармина. Но, несмотря на повторные исследования, я не мог определить, каким путем кармин проникает в эти клетки. Меньшие комочки карминных зернышек поедаются маленькими мезодермными элементами, подобно тому как это описано в предшествующих случаях; большие же карминные комки обрастают клетками, так что дело доходит до образования плазмодия. При этом блуждающие клетки достигают до поверхности зернистого комка, расстилаются здесь и сливаются с другими соседними клетками. Таким образом, мы получаем видимые иногда простым глазом плазмодии разной величины, которые во всех отношениях можно сравнить с так называемыми гигантскими клетками позвоночных животных. Эти наблюдения, которые я повторял несколько раз, говорят в пользу того взгляда Вейсса,* Коха** и некоторых других исследователей, по которому гигантские клетки образуются вокруг посторонних веществ.

Во всех тех случаях, когда я находил их у беспозвоночных, я видел, что они возникали всегда через слияние нескольких клеток вокруг более или менее значительных инородных тел. Следовательно, мои наблюдения не согласны со взглядами тех патологов, которые пытаются объяснить происхождение таких клеток проглатыванием гнойных клеточек или же несовершенным размножением, ограниченным делением ядра. Другие исследователи, наблюдавшие кровяные тельца некоторых беспозвоночных вне тела животного, утверждают, что они легко сливаются в плазмодии, причем поводом к этому не служит какое-нибудь постороннее тело. Так, Геккель *** видел слияние кро-

* Ueber die Bildung und die Bedeutung der Riesenzellen etc. Virchow's Archiv, т. LVIII, стр. 13.

** Berliner klin. Wochenschr., 1882, № 15.

*** Radiolarien, стр. 103, примечание 2.

вяных телец, вынутых из тела иглокожих, и Геддес * нашел то же, кроме того, у Lumbricus (лимфатические клетки), моллюсков, пагура[116] и других десятиногих (Decapoda). Таким образом, эти наблюдения могут послужить подтверждением тех взглядов, по которым гигантские клетки рассматриваются как настоящие плазмодии, возникшие через слияние нескольких клеток.

Другой пример образования таких мезодермных плазмодий я нашел у Bipinnaria asterigera, под кожу которой была впрыснута капля человеческой крови. Вскоре после впрыскивания кровяные тельца большей частью поглощались одной или несколькими отдельными мезодермными клетками; большие же кровяные комки окружались множеством блуждающих клеток, которые сливались между собой и составляли мезодермные плазмодии различной величины. Последние, хотя и переполненные массой кровяных телец, могли, однако, еще передвигаться, при чем выпускали большие псевдоподии. Так как на живых экземплярах ядра таких плазмодий были слишком скрыты, чтоб их можно было наблюдать, то я обработал их сначала алкоголем, затем борным кармином (Boraxcarmin) и, наконец, просветлил бергамотным маслом, после чего отчетливо обрисовались гораздо сильнее окрашенные Nuclei;[117] далее оказалось, что все ядра лежали в периферическом слое плазмодия, тогда как общая центральная часть была занята кровяными тельцами, отчасти слившимися в большие комки.

На основании сообщенных наблюдений можно легко притти к заключительному выводу, что мезодермные клетки, имея перед собою большие пищевые комки, которые они не могут отдельно воспринять, сливаются в плазмодии и в конце концов все-таки поглощают постороннее тело. Однако это далеко не всегда так. После впрыскивания в слизистую ткань Phyllirhoë таких больших тел, как вареные яйца Sphaerechinus

* On the Coalescence of Amoeboid Cells into Plasmodia. Proceedings of the Royal Soc. of London, т. XXX, 1880, стр. 252, рис. 5.

granularis или вареные клетки семянодолей зеленого гороха, я никогда не видал образования плазмодий. Вскоре после введения этих посторонних тел вокруг них скоплялись маленькие амебовидные клетки и оставались здесь несколько дней — до смерти испытуемого животного, не выказывая ни малейших признаков слияния. При этом мезодермные клетки, окружавшие клеточки гороха, оставались все время совершенно недеятельными и, не будучи в состоянии проникнуть через толстую клетчатую оболочку, не могли воспринимать посторонних тел. Напротив, амебовидные клетки, приставшие к яйцам морского ежа, съедали маленькие желточные шарики, но также сохраняли свою самостоятельность, как и в предшествующем случае. То же самое я видел при многих других опытах, когда вводил под кожу Bipinnaria, Tethys, Terebella и в более глубокие слои мантии (или мешка) Ascidia intestinalis большие предметы, как, например, тонкие стеклянные трубочки, иглы морских ежей и шипы роз.[118] Вскоре после того как постороннее вещество проникало в тело названных животных, вокруг него начинали собираться амебовидные клетки (подвижные соединительнотканные клетки у Bipinnaria и Tethys, лимфатические тельца у Terebella и клетки из мантии у асцидии), которые, наконец, совершенно или почти совершенно обволакивали его, образуя такое большое скопление, что его легко можно было видеть невооруженным глазом, но затем неизменно оставались в этом состоянии, не представляя собою действительных плазмодий. Правда, у Tethys я видел раз образование клеточных пакетов, но отдельные составные элементы их все-таки сохраняли вполне свои очертания. На поперечных разрезах через такие «воспаленные» части Tethys (я производил свои опыты на ее ушкообразных щупальцах) можно было ясно видеть отсутствие особенных мезодермных плазмодий.

Из сообщенных результатов можно заключить, что, хотя мезодермные плазмодии и образуются в живом организме вокруг проникших в него больших посторонних тел, однако явление это не составляет необходимости, и реакция организма

на такие тела может выразиться и без плазмодиальных образований. Приведенные факты показывают также, что роль амебных мезодермных клеток состоит в том, что они поглощают как излишние части самого тела животного, так и проникшие извне посторонние тела, или же, если это невозможно, то по крайней мере окружают и удерживают их. Очевидно, что в обоих случаях, при поглощении маленьких частиц распада или карминных зернышек, с одной стороны, и при обволакивании больших тел (с плазмодиальным образованием или без него) — с другой, в сущности происходит в общих чертах одинаковый процесс. Частички кармина или пыли, приставшие к воткнутым стеклянным трубочкам, пожираются и окружаются скопившимися мезодермными клетками совершенно так же, как и в случаях, приведенных выше.

С другой стороны, нельзя отрицать, что между описанной реакцией мезодермных клеток на большие предметы, проникшие в тело беспозвоночных, и известными воспалительными, т. е. экссудативными, явлениями у позвоночных животных существует большое сходство. Как здесь, так и там, вокруг постороннего предмета скопляется масса мезодермных клеток, которые, по возможности, противодействуют ему. Различия, которые с первого взгляда кажутся здесь столь значительными, в сущности только количественные. У Bipinnaria, у которой еще нет и следа сосудистой системы, происходит постепенное накопление многочисленных амебных клеток, находящихся в мезодерме, тогда как у моллюсков с лакунарной системой кровеносных сосудов последние принимают участие в деле в том смысле, что по ним проходят реагирующие кровяные тельца. У Terebella (класса кольчатых червей), которая имеет, как известно, замкнутую кровеносную систему с красноватой плазмой, при воспалительных явлениях участвуют только так называемые лимфатические тельца, находящиеся в полости тела. Если при введении посторонних предметов не повреждать кровеносных сосудов, то во время накопления лимфатических телец не происходит ненормальная транссудация, которая при окрашенной

плазме была бы, конечно, заметна.* Поэтому с сравнительно-патологической точки зрения нельзя более придерживаться следующего положения Конгейма,** принятого также и другими патологами: «Без сосудов нет воспаления». Генеалогически воспаление имеет гораздо более древнее происхождение, чем образование сосудов, и экссудация представляет сравнительно новое явление. С этой точки зрения придется также признать более активное значение за бесцветными кровяными тельцами позвоночных животных и в вопросе об экссудации согласиться во всяком случае скорее с Тома,*** чем с его противниками.

Наблюдения над всасывательными явлениями при метаморфозе иглокожих, наблюдения, которые вполне согласуются с ценными результатами исследований гистологов и патологов у позвоночных животных,**** показали нам, что мезодермные клетки способны растворять, следовательно, переваривать, воспринятые белковинные тела. Это заключение подкрепляется еще следующими результатами моих исследований. Если проследить судьбу кровяных телец (человеческих), воспринятых мезодермными клетками Bipinnaria asterigera, то мы увидим, что они также перевариваются. Они сильно набухают внутри клеточного тела, при этом становятся светлее; гемоглобин переходит затем в центральную часть клетки, и остов кровяного тельца, наконец, также растворяется. (Едва ли надо упоминать, что несъеденные кровяные тельца таким изменениям не

* До сих пор я, к сожалению, не имел еще случая исследовать воспалительные явления у тех кольчатых червей (Annelidae), которые имеют много кровяных телец, и надеюсь как можно скорее пополнить этот пробел.[119]

** Ueber Entzündung und Eiterung. Virchow's Archiv, т. XL, 1867, стр. 75. Ср. также его «Neue Untersuchungen über die Entzündung», Berlin, 1873, стр. 11, 42, 62, 67, 71.

*** Ueber entzündliche Störungen des Capillarkreislaufes bei Warmblütern. Virchow's Archiv, т. LXXIV, стр. 386.

**** Собраны у Ziegler. Lehrbuch der pathologischen Anatomie, изд. 2-е, т. I, 1882, стр. 167—175.

подвергаются). Несколько иначе складываются явления при переваривании мезодермными клетками Phyllirhoë красных кровяных телец Discoglossus. Клеточное тело, а также и ядро таких съеденных кровяных телец получают сначала неправильные зубчатые очертания, затем съеживание все усиливается, и, наконец, кровяные клетки вместе со своими ядрами распадаются на несколько частей, причем центральная часть содержания мезодермных клеток слегка окрашивается. Весь процесс представляет некоторое сходство с тем, что наблюдается у позвоночных животных при всасывании внутри клеток, содержащих кровяные тельца * (blutkörperchenhaltigen), что, вероятно, также указывает на пищеварительное действие мезодермных клеток.

Подобной судьбе подвергается также козье молоко, впрыснутое под кожу Bipinnaria и Phyllirhoë. Молочные шарики поедаются блуждающими клетками, теряют затем свой блеск и распадаются на маленькие зернышки, которые распределяются по всему клеточному содержанию. Но до сих пор я не мог заметить значительных перемен в воспринятых крахмалистых зернах.

Чтобы решить вопрос, не производят ли мезодермные клетки некоторого выбора при приеме пищи, я впрыснул под кожу исследуемых животных смесь из различных веществ. Так, например, в слизистую ткань Phyllirhoë я впрыснул каплю козьего молока с примесью зернышек индиго, кармина и крахмала (следовательно, веществ перевариваемых и неудобоваримых) и нашел затем, что все эти инородные тела были восприняты без всякого выбора; некоторые клетки съедали все четыре вещества. Таким образом, легко можно было бы заключить, что мезодермные клетки поедают вообще все, что им попадается, и, следовательно, не имеют способности различения. Однако следующий опыт убеждает в противоположном. При впрыскивании под кожу

* Langhans. Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben, Virchow's Archiv, т. XLIX, 1870, стр. 81 и сл.

Phyllirhoё яиц из яичников Sphaerechinus granularis оказалось, что мезодермные клетки совсем не касались ни маленьких молодых яйцевых клеток, ни вполне развитых яиц. Они мирно жили рядом с ними, и яйца морского ежа внутри Phyllirhoё сохранялись живыми гораздо дольше, чем в морской воде. Мои наблюдения над одной и той же особью продолжались шесть дней, т. е. до тех пор, пока жили мои испытуемые животные. Над такими яйцами я даже мог производить искусственное оплодотворение внутри Phyllirhoё и получал положительные результаты: яйца раздробились и образовали отчасти совершенно нормальные Blastulae. Когда же при дальнейшем исследовании я впрыснул в слизистую ткань Phyllirhoё только что сваренные яйца Sphaerechinus, то мезодермные клетки приставали к ним и поглощали их желточные тельца. Это указывало, повидимому, на то, что мезодермные элементы съедают только мертвые клетки и не касаются живых, однако против такого предположения говорил уже факт воспринятия кровяных телец, из которых многие наверно оставались еще живыми в то время, когда они поглощались, т. е. обрастались мезодермными клетками. Для дальнейшей проверки я впрыснул под кожу Phyllirhoё каплю живой спермы Sphaerechinus granularis. Семенчатки[120] двигались довольно медленно и вскоре подверглись нападению со стороны мезодермных клеток и были съедены ими, многие из них оставались в слизистой ткани еще два дня нетронутыми и некоторые сохранили даже оплодотворительную способность.

Из сообщенных данных видно, что мезодермные клетки не воспринимают безусловно все, что им предлагают, и что они, может быть, не лишены некоторой способности различения. Если б для объяснения приведенных фактов мы предположили, что мезодермные клетки вообще не в силах одолеть живых яиц, то в таком случае нельзя понять, почему они совсем и не приставали к ним и вообще не делали никаких заметных попыток поглотить их.

Рассмотренные явления указывали на то, что мезодермные

клетки играют немаловажную профилактическую роль — заключение, побудившее меня к дальнейшим исследованиям. При наблюдении некротических процессов у некоторых беспозвоночных животных, преимущественно у Bipinnaria asterigera, действительно оказалось, что мезодермные клетки пожирают отмирающие элементы. Длинные щупальца упомянутой Bipinnaria обыкновенно имеют оранжевые концы: снаружи они покрыты эктодермным эпителием, содержащим пигмент; внутри же помещается более или менее значительное количество мезодермных клеток. Последние содержат в себе часто кругловатые пигментные тельца, которые, весьма вероятно, просто добыты из эктодермных клеток. При довольно продолжительном пребывании в банках концы щупалец портятся и притупляются, так что от них отваливаются нередко целые куски. В эктодерме таких больных щупалец накопляется множество маленьких шариков, которые поедаются соседними мезодермными клетками, подобно тому как мы это уже видели в явлении метаморфоза. Почему-то мезодермные клетки, находящиеся в щупальцевых концах, иногда совершенно набиты шариками. Кроме светлых, слабо преломляющих свет продуктов распадения, в эпидермисе бипиннарии часто встречаются также целые комочки маленьких кругловатых телец, сильно преломляющих свет, которые также воспринимаются мезодермными клетками. Но я не мог точнее определить, какого рода были эти тельца, поэтому высказываю только как предположение, что это были, может быть, споры бактерий. Предположение мое основано на внешнем сходстве этих неизвестных тел с несомненными спорами, на их совершенной однородности, а также на том факте, что мезодермные клетки поедают, между прочим, также бактерий и их споры. Если впрыснуть жидкость, содержащую бактерии, под кожу часто упоминаемых мною выше животных (Bipinnaria и Phyllirhoё) или если бактерии самостоятельно развиваются в ранах оперированных животных, то вскоре затем их можно найти внутри мезодермных клеток. По моим наблюдениям, последние поедают как движущихся бактерий, так и

неподвижных; бактерии встречаются как непосредственно в протоплазме мезодермных клеток, так и в их вакуолях. Иногда их можно еще застать внутри клеток в подвижном состоянии, в других случаях они уже неподвижны и часто так бледны, что их едва можно различить. Отсюда, в связи с другими приведенными фактами относительно деятельности мезодермных клеток, можно заключить, что они поглощают и переваривают также и бактерий, что во всяком случае значительно возвышает их профилактическую роль. Как на удобный предмет для наблюдения этого обстоятельства я могу указать на Botryllus (принадлежит к сложным, т. е. колониальным, асцидиям), свежие колонии которого, только что вынутые из моря, постоянно содержат в своей оболочке, или мантии, множество разнородных бактерий. Между последними я нашел маленький вид спирохетов, который поразительно напоминал Spirochaeta Obermeyeri возвратного тифа, а также маленького Bacillus, который имел на обоих концах по споре и вообще представлял сходство с Leprabacillus. [21] Все эти бактерии усердно преследуются блуждающими клетками, внутри которых их можно наблюдать во всех стадиях развития и пищеварения. Но борьба ведется с обеих сторон, и попадаются также, повидимому, мертвые блуждающие клетки, из которых лучами торчат вытянутые бактерии.

То же явление встречается и у позвоночных животных; так Кох* нашел Bacillus anthracis и бацилла септицэмии мышей (Mäuse-Septicämie) в белых кровяных тельцах исследуемых им животных и бугорковые бациллы, так называемые коховские палочки (Tuberkelbacillen),** в гигантских клетках. Судя по этому, нам кажется, что, вероятно, во всем животном царстве

---

* Untersuchungen über die Aetiologie d. Wundinfectionskrankheiten, 1878, стр. 44, 72. Объяснение Коха, по которому бактерии совершенно проникают в белые кровяные тельца и в них размножаются, не доказано и не согласуется с моими исследованиями, о чем я сообщу впоследствии. [122]

** Berliner klin. Wochenschr., 1882, № 15. Объяснение Цопфа (Die Spaltpilze, Breslau, 1883, стр. 87) коховских открытий несогласно, как мне кажется, с действительностью.

пищевоспринимательная и пищеварительная деятельность блуждающих мезодермных клеток служит для охраны организма против бактерий или тех тел, которые составляют благоприятную почву для их развития. У тех Metazoa, которые не имеют еще развитой мезодермы, роль эта выполняется, вероятно, либо эктодермой (плумулярия), либо энтодермой.

Большинство эмбриологов единогласно признает, что Metazoa ведут свое происхождение скорее всего от тех простейших, которые представляют наибольшее сходство с нынешними колониальными монадами. Все особи, составляющие такие колонии, совершенно равны между собою, так что у простейших мы не находим еще того разделения труда, которое могло бы послужить началом для образования зародышевых листков; мы не находим у них даже той степени дифференцирования, которую представляют родственные им вольвоцины, содержащие хлорофилл. При таких условиях чрезвычайно трудно выяснить генеалогию первых Metazoa и этим заложить фундамент для сравнительной зоологии. Естествоиспытатели довольно единодушно признают, что известный стадий зародышевого развития — бластула, состоящая также из слоя однородных клеток, соответствует колонии монад; но взгляды различных исследователей далеко расходятся относительно важнейшего пункта в образовании зародышевых листков. Некоторые, как, например, Бальфур,* к сожалению, слишком рано отнятый у науки, принимают, что клетки бластулы, т. е. особи колонии, соответствующие этому стадию развития, очень рано обособились в два вида, что «переходная форма от простейших к Metazoa представляла шар, одна половина которого состояла из питающих амебообразных клеток, другая из ресничатых клеток». Я же, напротив, высказал мнение,** что из совершенно однородных клеток бластулы, которые все сохранили способность воспринимать пищу, некоторые перешли из периферии

* Vergleichende Embryologie, т. I, стр. 143.

** Spongiologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 375 и сл.

в центральную полость (на любом месте поверхности), причем превратились из цилиндрических клеток в амебообразные; последние представляли начало паренхимного мезо-энтобласта, из которого уже позднее обособились кишечный эпителий (настоящая энтодерма) и другие образования.

Сообщенное выше открытие воспринятия пищи эктодермными клетками, по моему мнению, говорит против предположения об очень раннем дифференцировании клеток бластулы в смысле Бальфура и указывает скорее на то, что эктодермные клетки сохраняли свою первоначальную роль и тогда еще, когда уже существовала энтодерма. Впрочем, и по многим другим причинам довольно трудно предположить, чтоб такое коренное отправление, как пищевоспринимательная деятельность монадных особей, могло исчезнуть так быстро и резко, как граница между обеими частями бластулы сиконы (губка). К тому же я не вижу никаких препятствий — ни со стороны эмбриологических, ни каких-либо других фактов — к предположению, что зародышевые листки обозначились уже в то время, когда еще все клетки были способны воспринимать пищу. Только позднее функция эта перешла преимущественно, и впоследствии исключительно, на паренхимные клетки, представляя известное сходство с тем, что мы видим у нынешних губок. У них воспринятые вещества постоянно переходят в паренхимообразную мезодерму, которая, однако, еще не отделяется резко и определенно от энтодермы, так как даже у взрослых животных клетки переходят из одного слоя в другой. В позднейших стадиях генеалогического развития произошло более резкое разграничение между обоими потомками паренхимы или — как я ее буду называть — фагоцитобласта. Но еще у низших кишечнополостных едва ли может быть речь об отдельной мезодерме. Тогда как многие Acraspeda имеют в своем студенистом теле множество амебовидных мезодермных клеток, у других, напротив, их совсем нет, а у Craspedota они встречаются только в виде исключений. Заметим также, что у медуз клетки эти появляются очень поздно. Если примем за мезодерму хрящевые клетки щупалец

медуз и гидроидов, то окажется, что невозможно провести какую-либо границу между средним зародышевым листком и энтодермой.

У высших животных граница между мезодермой и энтодермой во всяком случае гораздо определеннее. Внутренний зародышевый листок развился здесь для специальной цели переработки притекающих извне пищевых веществ, причем внутриклеточное пищеварение постепенно сменялось энзиматическим (о чем надеюсь подробнее сообщить в третьем отделе этого труда). Мезодерма же не утратила своей первоначальной воспринимательной и пищеварительной функции, но сосредоточила только свою деятельность на *переработке бесполезных и вредных веществ.* Мезодермные клетки сохранили при этом как свойство внутриклеточного переваривания, так и многие другие первоначальные особенности, унаследованные от Protozoa. Я разумею здесь не только способность амебовидного движения, но также и склонность к образованию плазмодий. Внутриклеточное воспринятие пищи и склонность к плазмодиальным образованиям менее всего сохранились в эктодерме, где они еще проявляются только у губок, гидроидов и, может быть, у некоторых других кишечнополостных; в энтодерме они обнаруживаются очень сильно у животных с внутриклеточным пищеварением, как, например, у многих кишечнополостных и вьюрушек. Но образование мезодермных плазмодий можно проследить у всех, даже у высших животных, не исключая и человека. Вообще подвижные мезодермные клетки сохранили более других свою первоначальную индивидуальную самостоятельность, так что можно было бы сказать, что они имеют некоторую протозоическую душевную деятельность.[123]

Стремясь объяснить историю среднего зародышевого листка, эмбриологи пытались также определить физиологическую роль первичной мезодермы. Но тогда как некоторые из них предполагали, что последняя имела первоначально половую функцию (Гачек), другие, напротив, принимали, что она выполняла двигательную деятельность (Рабль). Между тем, сравнив факты,

сопоставленные в этом труде, и приняв во внимание, что у многих животных, имеющих мезодерму, половые продукты, а также и мышечная система не происходят из этого зародышевого листка, но возникают из эктодермы или из энтодермы (и преимущественно из первой), может быть, согласятся со мною, что мезодерма имела первоначально пищевоспринимательную и пищеварительную роль и что участие ее в образовании тканей и органов прибавилось уже позднее, как второстепенная функция.[124] Не говоря уже о всех других доводах, упомянем только таких животных, как, например, Halisarca, которые не имеют еще мышечной системы и у которых большая часть мезодермы участвует в деле пищеварения.

Если я принимаю фагоцитобласт за нечто целое, то делаю это на том основании, что история развития показывает нам, как тесно связана мезодерма — по крайней мере большая часть ее — с внутренним зародышевым листком.[125] Кроме фактов из эмбриологии губок, сообщенных в моей другой работе,[126] я укажу еще на историю происхождения амебообразных мезодермных клеток у иглокожих, пилидиев и др. Я не утверждаю, конечно, что эктодерма совсем не принимает участия в образовании среднего зародышевого листка, но мне кажется весьма вероятным, что в ранних стадиях генеалогического развития, когда эктодерма еще не утратила своей первоначальной пищевоспринимательной функции и когда она уже образовала фагоцитобласт, некоторые эктодермные клетки все еще продолжали проникать внутрь и смешивались с другими пожирающими (пищевоспринимательными) клетками (фагоцитами). Это предположение объяснит, может быть, также и явление, наблюдаемое при развитии Halisarca, а именно, что часть мезодермных клеток этой губки происходит из эктодермных элементов ее личинки. С другой стороны, необходимо указать на то, что, кроме пищевоспринимательных клеток эктодермы и фагоцитобласта, были, вероятно, еще другие источники возникновения мезодермы и что при этом некоторую роль играли также мышечные, половые и другие клетки. Надо заметить, что так называе-

мая мезодерма представляет нечто весьма разнородное; она развивалась различным образом в разные периоды, из разных источников и сравнительно очень поздно появилась как нечто целое, как зародышевый листок. В этом отношении я соглашаюсь с Бальфуром* и братьями Гертвигами,** к работам которых и отсылаю читателя. Если же я говорил о мезодерме как о пищевоспринимательном клеточном комплексе и вообще ставил функцию пищеварения на первом плане, то имел при этом в виду только самую первоначальную и важнейшую часть мезодермы. Объяснить же генеалогию всего среднего зародышевого листка всех Metazoa кажется мне едва ли возможным в настоящее время; во всяком случае я убежден, что эта трудная задача не может быть разрешена с точки зрения исключительно морфолого-гистологической, которую избрали братья Гертвиги в своей «Coelomtheorie».[127]

Сообщенные выше факты показали нам, что внутриклеточное воспринятие и переваривание пищи имеет также предохранительную роль против вредных тел, образующихся в организме или проникающих в него извне,*** и так как можно принять, что болезнетворные низшие организмы (бактерии, китридии, энтомофторы и многие другие паразиты) представляют очень древнее зло на земле, то, может быть, мы найдем здесь объяснение для некоторых органов и отправлений, значение которых до сих пор еще неизвестно. Я напомню только о вышеупомянутых нематокаликсах плумулярий и о столь своеобразной мантии асцидий. Но, очевидно, приведенными случаями далеко не исчерпывается ряд таких профилактических органов. В доказательство приведу еще следующий пример. На внутренней поверхности сократительной стенки выделительного органа

* Handbuch d. vergleichenden Embryologie, немецкий перевод, т. II, 1881, стр. 310 и сл.

** Die Actinien. Jen. Zeitschr., т. XIV, 1897.

*** Этим, вероятно, можно также объяснить замеченное недавно Бухнером самоделение[128] и влияние воспаления на бактерий (Die ätiologische Therapie und Prophylaxis der Lungentuberculose, München, 1883, стр. 11 и 21).

каринарии находятся маленькие «зернистые» клетки, которых принимали за образование, подобное почке брюхоногих (Gasteropoda). Но по моим исследованиям оказалось, что эти зернышки представляют не конкременты, образовавшиеся в самых клетках, но посторонние тела, воспринятые этими амебообразными элементами. Если примешать к воде, в которой живут каринарии, немного порошка кармина или индиго, то вскоре затем внутри упомянутых клеток можно найти множество зернышек красящего вещества. Так как выделительный орган каринарии втягивает в перикардиальную полость воду непосредственно из моря и так как вместе с водой в организм киленогого (Heteropoda) могут попасть также разные посторонние тела, то для задержания их при входе и находятся эти фагоциты.

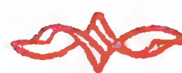
Громадные успехи последних лет в области патологии, несомненно, отразятся плодотворно также и в сфере чистой зоологии, которая, став на эволюционную точку зрения, будет и с своей стороны способствовать разрешению медицинских задач путем сравнительной патологии.[129]

Рива,[130] 22 мая 1883.

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД МЕДУЗАМИ

МАТЕРИАЛЫ К ГЕНЕАЛОГИИ ПРИМИТИВНЫХ ОРГАНОВ

1886





ПРЕДИСЛОВИЕ

В связи с моими исследованиями губок-бадяг (Spongillidae), выполненными в 1876 г., я стремился составить представление о последовательных генеалогических ступенях развития пищеварительного аппарата и так как я не мог стать на точку зрения теории гастреи, я пытался создать известное гипотетическое представление о происхождении многоклеточных. Преследуя эту цель, я провел дальнейшие наблюдения над некоторыми губками, опубликованные в 1879 г. в моих «Spongiologische Studien».

Полученные при этом результаты послужили для меня программой дальнейших исследований, частично в области изучения развития низших животных, частью в области внутриклеточного пищеварения.

В течение последних лет некоторые данные о физиологической части моей программы были уже опубликованы,[132] и я приступаю теперь к изложению результатов моих эмбриологических исследований над медузами. (Последние оказываются особенно пригодными для изучения происхождения энтодермы.)

Так как часть моей работы выполнена на зоологических станциях в Неаполе и Триесте, я считаю своей приятной обязанностью выразить мою благодарность руководителям станций профессорам А. Дорну и К. Клаусу, так же как и инспектору

г-ну Греффе. Так же признателен я г-ну доктору Ж. Барруа, директору зоологической станции в Вилла-Франке, за его неоднократно оказанную мне помощь.

Наконец я высказываю свою признательность г-ну издателю А. Хельдер за те труды, которые он понес при печатании этой работы.

Одесса, 11/23 февраля 1886.

Ил. Мечников.



ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.

Исторический обзор. Первый, или зоологический, период — от Каволини до Ал. Агассица (1785—1865). Второй, или эмбриологический, период — от Ковалевского до Гетте (1868—1885). Техника исследования 277

Первая глава. Яйцо и оплодотворение его

Форма, величина, прозрачность и окраска яйца.— Время кладки.— Развитие яйца в яичнике.— Созревание яйца.— Структура отложенного яйца.— Оплодотворение 301

Вторая глава. Три первые стадии дробления

Изменчивость первого дробления.— Кольцевая и режущая борозды.— Второе меридиональное дробление.— Центропетальные и центробежные борозды.— Третье дробление 314

Третья глава. Поздние стадии дробления и образование энтодермы.

Четвертое дробление.— Стадия бластулы и образование энтодермы у Tubulariidae и Campanulariidae. Ранняя дифференцировка у Laodice.— Образование энтодермы у Geryonidae и Aglauridae.— Образование энтодермы у Aeginidae.— Вариации этого процесса у Polyxenia leucostyla.— Гаструляция у Acraspeda.— Образование энтодермы у гидроидных полипов.— Типы и подтипы образования энтодермы у разных медуз 326

Четвертая глава. Личинки метагенетических медуз и их превращение.

1. Craspedota. Строение личинок.— Два типа превращения.— Полипоидные формы и их систематические отношения.— 2. Личинки Nausithoë и их превращения 356

Пятая глава. Личинки гипогенетических медуз.

Geryonidae.— Личинки Aglaura и их превращение в так называемые Trachynema ciliatum Geg. Замечания о личинках Pelagia noctiluca 375

Шестая глава. Спорогония и почкование у Cunina proboscidea Metschn.

Историческая справка о «внутреннем» и внешнем почковании у Cunina.— О половых продуктах C. proboscidea.— Выползание амебоидных половых клеток и их деление.— Спорогония и почкование.— Диморфизм C. proboscidea.— Родственные формы.— Аналогия спорогонии Cunina с таковой трематод и с педогенезом Miastor 390

Седьмая глава. Генеалогические соображения.

К истории учения о зародышевых листках.— Гипотезы о происхождении Metazoa.— Генеалогическое значение трех первых стадий дробления.— Образование энтодермы.—Замечания о теориях гастреи, планулы и плакулы.— Формулировка теории фагоцителлы.— Ответ на некоторые возражения.— Родство фагоцителлы с Turbellaria Acoela.— Замечания по поводу теории щелевидного бластопора.— К генеалогии порошицы.— Генеалогические [соображения] об образовании мезодермы . . . 417



ВВЕДЕНИЕ

Хотя в мои намерения не входит дать монографию по развитию медуз, тем не менее я считаю нелишним начать с краткого исторического очерка, посвященного обзору работ в этой области.

Первый период истории изучения эмбрионального развития медуз неразрывно связан с учением о развитии гидроидных полипов. Это неизбежно заставило меня включить некоторые вводные замечания и по поводу последних.

Прошло как раз столетие с тех пор, как первые сведения об истории развития гидроидных полипов стали достоянием науки

Каволини * дал описание «яиц» у многих представителей этой группы и наблюдал, что они образуются в особых «яичниках», откуда самостоятельно выползают. Ему удалось также сообщить кое-что и о дальнейшем развитии таких яиц, причем он утверждал, что этот процесс обнаруживает большое сходство с развитием почек. Хорошие рисунки, данные Каволини, позволяют установить, что описанные им «яичники» частично являются гонангиями, частично гонофорами,[133] что образования, называемые им «яйцами», почти сплошь представляют собой готовых личинок. Исключение составляют лишь «яйца» его Sertolaria geniculata, которые, как отчетливо показывают рисунки (табл. VIII, рис. 3, 4), представляют собой молодых медуз Obelia. Таким образом, Каволини наблюдал развитие медуз на колонии полипов, но он не сумел эти наблюдения правильно истолковать и пытался их свести к уже ранее известным явлениям развития низших животных.

* Memorie per servire alla Storia di Polypi marini, Napoli, 1785.

Также и у других зоологов прошлого века, например, у Палласа, находим данные о яйцах гидроидов. Эти наблюдения, сделанные попутно, относятся к самым различным образованиям. Даже столь бросающиеся в глаза яйцевые клетки пресноводных полипов долгое время истолковывались ошибочно.

Прошло значительное время, прежде чем были получены первые сведения по истории развития медуз и гидроидных полипов. Такие работы последних лет прошлого века и первой четверти текущего столетия, как работа Эспера, Перона и Лесюэр, Ламарка и др., обобщили лишь систематический материал, история же развития этих групп животных ни в какой мере не исследовалась.

Только в 1829 г. было сделано важное открытие, которое, правда, не было немедленно использовано для истории развития медуз, но тем не менее впервые заложило солидный фундамент для работ в этом направлении. Среди многих новых морских животных Михаил Сарс,* кандидат теологии в Бергене, нашел полипообразное существо, которое он назвал Scyphistoma filicorne, и еще одну замечательную форму Strobila octoradiata Sars. Последнюю он рассматривал как связующее звено между сидячими зоофитами и медузами, так как у нее от полипообразного тела отделялись маленькие медузоподобные свободноплавающие животные. В своих дальнейших исследованиях Сарс** пришел к убеждению, что Scyphistoma представляет собою не что иное, как молодую стадию Strobila, образующую эфираподобных медуз, которые в свою очередь, вероятно, являются недоразвитыми стадиями какой-то другой акалефы. Вскоре Сарс*** подтвердил это предположение и при-

* Bidrag til Söedyrenes Natur-Historie, Bergen, 1829, т. I, перевод в Oken's Isis, 1833, вып. 3, стр. 221.

** Beskrivelser or Jagttagelser over nogle maerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr, Bergen, 1835, изложение в Archiv f. Naturgeschichte, т. II, 1836, стр. 197.

*** Zur Entwicklung d. Mollusken und Zoophyten. Archiv f. Naturgesch., т. I, 1837, стр. 406.

шел к выводу, что животные, образуемые Strobila, превращаются в Medusa aurita.

Но еще до того, как это открытие было опубликовано, Эренберг и Зибольд пытались решить вопрос о развитии медуз прямым путем.

Эренберг* нашел яичники Medusa aurita и проследил яйца в карманах рук, в которых он констатировал «различные удивительные формы трех родов». Некоторые яйца были «как ягода ежевики», в то время как другие представляли собою «маленькие, толстые, матово-фиолетовые диски, похожие на маленьких медуз без ротовых лопастей и пищеварительных каналов». Так как Эренберг не знал самцов, то он высказал предположение, что таковыми являются некоторые находимые в карманах рук микроскопические формы и что только самки становятся выросшими медузами.

Однако вскоре Зибольдом** было выяснено действительное положение вещей. Он нашел мужские половые продукты и одновременно установил, что лежащие в карманах рук яйца дробятся и превращаются в похожих на инфузорий эмбрионов. «Вышеописанное дробление желтка, — говорит Зибольд, — несравнимо ни с чем другим, как с наблюдавшимся впервые Прево и Дюма и в последнее время часто упоминаемым дроблением яйца лягушки. Сходное дробление претерпевает желток нематод перед развитием эмбриона». Путем этого сопоставления был получен первый отправной пункт для сравнительно-эмбриологического понимания самых ранних явлений развития разных животных.

Инфузориеподобных эмбрионов Зибольд первоначально принимал за молодых медуз, что, повидимому, оказало известное

---

* Vorläufige Mittheilung einiger bisher unbekannter Structurverhältnisse bei Acalephen und Echinodormen. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1834, стр. 562 и Ueber die Acalephen des Rothen Meeres. Abhandl. d. Akademie d. Wiss. zu Berlin aus d. Jahre 1835, Berlin, 1837, стр. 196.

** Ueber die Geschlechtsorgane der Medusa aurita. Froriep's Notizen, September 1836, № 1081 (т. L, № 3), стр. 33—35.

влияние на его данные о строении этих эмбрионов. Позже* он мог сам убедиться, что эмбрионы переходят в сидячее гидроподобное состояние, которое Зибольд первоначально еще не уподоблял Strobila Сарса.

Лишь постепенно** было твердо установлено, что] плавающие личинки Medusa aurita превращаются в Strobila, последняя же дает эфираподобных медуз, которые, наконец, вырастают в исходную форму медузы. Эти результаты были подкреплены Сарсом открытием сходного способа развития у Cyanea и независимо проведенными Далиелем*** наблюдениями над Scyphistoma и Strobila (Hydra tuba).

Еще медленнее развивалось познание сложных явлений развития у гидроидных медуз, где дело усложняется большим многообразием этой группы. В 1832 г. в Триесте Руд. Вагнер**** наблюдал «гидроподобного полипа — Podocoryne (в смысле позднейших авторов) и нашел у него содержащие яйца капсулы, снабженные на свободном конце «рогами». «В высокой степени замечательными казались мне всегда,— говорит Р. Вагнер,— движения, сходные с таковыми у медуз, и действительно я считал бы их маленькими медузами, если бы они не имели большого сходства с прикрепленными яйцевыми капсулами и не встречались вместе с полипами». Ловен,***** опубликовавший свои наблюдения двумя годами позже, изучал форму, названную им Syncoryne Sarsii, с совершенно такими же яйцевыми капсулами и сделал важный шаг в дальнейшем изучении

* Die Jungen der Medusa aurita. Froriep's neue Notizen, November, 1838, № 166 (т. VIII, № 12), стр. 177—180.

** K. Siebold. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, 1839. I. Ueber Medusa aurita, стр. 1—35, и Sars. Ueber die Entwicklung d. Medusa aurita u. Cyanea capillata. Archiv. f. Naturgesch., т. I, 1841, стр. 9.

*** The Edinb. Philos. Journ., т. XXI, 1836.

**** Ueber eine neue Art von nackten Armpolypen. Oken's Isis, 1833, вып. 3, стр. 256.

***** K. Svensk. Vetensk. Acad. Handl., 1835, стр. 260, немецкий перевод в Archiv f. Naturgesch., т. I, 1837, стр. 249 и 321.

вопроса. Капсулы, содержащие яйца, он признал за женские особи, тождественные с медузами, и считал вероятным их отделение от колонии и свободное существование. Кроме того, он указал на сходство соответствующих отношений у Strobila octoradiata Sars, так что аналогия в развитии акалеф и гидроидов казалась ему весьма вероятной.

В той же работе Ловена находим образцовое описание развития одной Campanularia (позже названной Gonothyraea Loveni), которое в целом толкуется им как метаморфоз. Он видел яйца с зародышевым пузырьком и зародышевым пятном[134] и наблюдал червеобразных, снабженных ресничками личинок, которые более ранними авторами толковались как подвижные яйца. Хотя при описании Ловен большее внимание уделяет образу жизни личинок, тем не менее он рисует (табл. VI, рис. 14—18) оба основных листка, в силу чего личинка оказывается двуслойной. Прикрепление личинки к субстрату, изменение формы, а также образование гидрокаулюса наблюдались им с поразительной точностью.

Эти работы Ловена, так же как и выше реферированные исследования Зибольда и Сарса, из которых последний в 1841 г. установил параллели в развитии медуз и сальп,* представляют собою фундамент, на котором Стенструп** в следующем году построил свое известное учение о чередовании поколений. Он нашел в Исландии новую Coryne с медузоидными почками, которые рано отрывались и, по предположению Стенструпа, лишь позже продуцировали яйца.

Сравнивая размножение и развитие зоофитов с аналогичными процессами у других беспозвоночных, а именно трематод, он рассматривал полипоидное поколение гидроидов как бесполую «кормилку», которая дает половозрелых медуз путем почкования.

---

* «Сальпы сходны с акалефами в том, что у них не личинка, но ее потомок развивается в дефинитивное животное; не индивидуум, но поколение претерпевает метаморфоз» (Archiv f. Naturg., т. I, 1841, стр. 29).

** Ueber d. Generationswechsel oder die Fortpflanzung u. Entwicklung durch wechselnde Generationen. Uebers. v. Lorenzen, Kopenhagen, 1842.

Хотя в последнее время высказывалось мнение, что учение Стенструпа не объясняет, а лишь просто описывает факты, тем не менее в свое время оно оказало большое влияние на развитие эмбриологии, потому что позволяло предсказывать некоторые явления и указывало пути для новых исследований.

Поэтому вполне понятен тот энтузиазм, с которым Зибольд отозвался об учении о чередовании поколений.* Единственный значительный пробел в учении о чередовании поколений у гидрополипов, а именно образование «кормилки» из яиц медузы, Стенструп заполнил a priori. Его предсказание через 3 года было подтверждено Дюжардэном,** которому удалось, хотя и несколько поверхностно, проследить развитие гидрополипа Stauridium из яиц медузы Cladonema.

После того как в целом сложный цикл развития медуз был выяснен, оставалось установить, свойственен ли он всем представителям или существуют более или менее значительные отклонения и исключения. Так возник целый ряд наблюдений, который вскоре значительно увеличил эмпирический материал. Уже ранее было констатировано, что многие гидроидные полипы развиваются прямо, не образуя свободноплавающих медуз. С другой стороны, скоро выяснилось, что существуют медузы, которые образуются из яиц, а не выкармливаются на гидроидном полипе. Первые относящиеся сюда наблюдения были проведены И. Мюллером.*** В 1851 г. он нашел свободноплавающих личинок Aeginopsis mediterranea, одетых ресничным покровом, которые рассматривались им как эмбрионы, непосред-

* В реферате в Archiv f. Naturg., т. II, 1843.

** Mémoire sur le développement des Méduses etc. Annales des sciences naturelles, III серия, т. IV, 1845, стр. 273.

*** Ueber eine eigenthümliche Meduse des Mittelmeeres und ihren Jugendzustand. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1851, стр. 272, табл. XI. Несколькими годами раньше Мюллер описал молодых личинок медуз из Ниццы (Abhandl. d. Akademie d. Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1849, стр. 64, табл. VII, рис. 9—11), которые он позже склонен был считать молодыми Polyxenia. Между тем они представляют собою молодых Aglaura и идентичны с Trachynema ciliatum Geg.

ственно развивавшиеся из яиц. В следующем году Мюллер* высказал даже общее положение о том, «что часть гидроидных медуз в отношении смены поколений принадлежит к полипам, тогда как другая часть гидроидных медуз обладает лишь однородными поколениями».

Это заключение вскоре удалось распространить и на акалеф, после того как Крон** получил молодых медуз Pelagia непосредственно из яиц. Это наблюдение казалось особенно удивительным, так как Pelagia noctiluca очень близка к Chrysaora, чередование поколений которой установлено работами Далиеля*** и Буша.****

Таким образом, выяснилось, что явления размножения и развития у медуз чрезвычайно многообразны и изменчивы. Поэтому понятно, что внимание исследователей долгое время концентрировалось на зоологической стороне вопроса, в то время как чисто эмбриологические данные совершенно не рассматривались.

Появляется целый ряд исследований, в которых на конкретных примерах описываются явления размножения у медуз и их связь с полипоидным поколением. Среди них бесспорно первое место занимает появившаяся в 1854 г. большая работа Гегенбаура,***** реферируемая более подробно ниже. Он попытался внести известный порядок в пеструю массу накопленного эмпирического материала. С этой целью он обратил особое внимание на половые органы таких гидрополипов, которые не образуют медуз. Были найдены все возможные переходные формы

* Ueber die Erzeugung v. Schnecken in Holothurien. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1852, стр. 35.

** Ueber die frühesten Entwicklungsstufen von Pelagia noctiluca. Там же, 1855, стр. 491, табл. XX.

*** Rare and remarkable Animals of Scotland. London, т. I, 1847, стр. 77 и сл., табл. XII—XX.

**** Beobachtungen über Anatomie u. Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere, Berlin, 1851, стр. 25 и сл.

***** Zur Lehre vom Generationswechsel u. die Fortpflanzung bei Medusen und Polypen, Würzburg, 1854.

между медузами и обычными половыми капсулами, благодаря чему Гегенбаур рассматривал их как несовершенное, соответствующее медузам поколение. Он установил, таким образом, наряду с полным также и несовершенное чередование поколений.

В фактическом отношении Гегенбаур обогатил наши знания исследованием личинок, названных им Trachynema ciliatum, открытием своеобразного процесса размножения у Cunina prolifera, и, что нас особенно интересует, исследованием эмбрионального развития двух Oceanidae, определенных им как Lizzia Köllikeri Geg. и Oceania armata Köll. Из яиц этих медуз Гегенбаур вывел одетых ресничками инфузориеподобных личинок (планул, согласно термину, введенному Далиелем), которые прикреплялись к субстрату и превращались в колонии гидроидных полипов. Мы должны подчеркнуть, что при описании эмбрионального развития эмбриологические вопросы им едва затрагивались; из них рассматривалось лишь участие зародышевого пузырька в образовании ядер дробления и общий ход самого процесса дробления. Строение и прикрепление личинок в работе Гегенбаура описано гораздо хуже, чем двадцатью годами раньше у Ловена. Это отставание сравнительно-эмбриологического аспекта объясняется частично зоологическими интересами, частично общим застоем, который в то время замечался в эмбриологии. Даже такие важные обобщения, как сходство между двумя слоями организма кишечнополостных и зародышевыми листками эмбрионов высших животных, подчеркнутое Гексли,* и столь значительные факты, как открытое Кроном образование желудка у Pelagia путем втягивания бластодермы, оставались без внимания и на заднем плане.

В течение пятидесятых и начала шестидесятых годов появился целый ряд очень ценных исследований, заполнивших многие пробелы в изучении размножения медуз и гидроидных полипов, но все эти работы были выполнены в чисто зоологиче-

* On the Anatomy and the Affinites of the Family of the Medusae. Philos. Trans., т. II, 1849, стр. 425.

ском направлении. Среди них я хочу отметить многочисленные работы Оллмэна, Хинкса, Стретхилла Райта, Ал. Агассица, Крона, Ж. ван Бенедена, Геккеля* и др., которые частично буду цитировать еще в специальной части.

Очень характерным для данного периода является большое сочинение Л. Агассица,** которое не только содержит множество ценных наблюдений, но и дает общие соображения о морфологической близости различных Radiata. Агассиц пытается доказать, что между различными группами радиальных животных (кишечнополостными и иглокожими) существуют близкие связи, которые он пытается раскрыть почти исключительно сравнительно-анатомическим путем. Если он от случая к случаю и рассматривает некоторых личинок, тем не менее всей эмбриологической стороны вопроса совершенно не принимает во внимание.

Лишь после того как во второй половине шестидесятых годов учение о зародышевых листках было распространено на различных беспозвоночных и история развития низших животных получила широкую базу, так как стали возможны сравнительно-эмбриологические сопоставления, преодолевающие границы между типами, приступили и к эмбриологическому изучению кишечнополостных.

Первый опыт находим в небольшом сообщении Ковалевского (1868),*** в котором он рассматривает сравнительно развитие основных слоев у нескольких представителей этой группы.

---

* Указатель литературы имеется у Hinks. A history of the British Hydroid zoophytes, т. I, London, 1868, стр. 327—330, и у Fewkes. Bibliography to accompany Selections from embryological Monographs, Bull. of the Mus. of Com. Zool. at Harvard College, т. XI, № 10. В этом указателе мы не находим многих значительных работ, как, например, цитированного только что сочинения Хинкса, а также некоторых работ Буша, Лейкарта, Ф. Е. Шульце и др.

** Contributions to the Nat. Hist. of the Unit. St. of America, т. III, 1860, и т. IV, 1862.

*** Untersuchung über die Entwicklung d. Coelenteraten. Göttinger Nachrichten, 1868, № 7, стр. 154.

Кроме гребневиков, актиний и Agalma, он включил в круг своего исследования и двух медуз — Pelagia noctiluca и Eucope. Описав образование энтодермы путем впячивания, он делает следующее замечание: «Это образование пищеварительной полости дает право сравнивать последнюю с кишечником других животных, а пространство между стенкою кишечника и наружным покровом Pelagia, образующееся из полости дробления, рассматривать как полость тела этой медузы».

Это заключение Ковалевского вполне согласуется с выводом талантливого, к сожалению, рано умершего русского зоолога Ножина, который в единственной опубликованной работе* (в которой он упоминает о своем исследовании «Нахождение общей закономерности взаимного расположения органов и тканей и их относительное участие в развитии») высказал то же мнение об основных частях организма кишечнополостных. У Eucope Ковалевский нашел настолько отличающийся способ образования энтодермы, «что очень трудно его истолковать морфологически».

Обстоятельное исследование Ковалевского появилось лишь в 1873 г. на русском языке.** Оно содержит в отношении медуз следующие главы: «Развитие Campanularia из Eucope polystyla Geg.», «История развития Cassiopea borbonica d. Ch. с указанием на развитие Rhizostoma Cuvieri и Aurelia aurita Per.» и «К истории развития Pelagia noctiluca». Так как эта работа большинству зоологов известна лишь по реферату Гоэра, я остановлюсь на ней более обстоятельно.

Яйцо Eucope polystyla (Obelia polystyla Häck.) претерпевает полное дробление и превращается в однослойный пузырек, в котором начинаются образования энтодермы. «Первое изменение, которое замечается в бластодерме, окружающей сегмен-

* Bull. de l'Académie Imp. des Sciences de St.-Pétersbourg, т. VIII, 1865, стр. 218.

** Наблюдения над развитием Coelenterata. Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр. Отдельный оттиск появился в 1873 г., соответствующий же т. X, вып. 2 — лишь в 1874 г.

тационную полость, состоит в том, что на внутренней поверхности ее отдельных клеток (рис. 2) или же сразу на нескольких клетках выступают жировые капельки, сильно преломляющие свет (рис. 2, *а*). Эти капельки постепенно отделяются от стенки, принимают шарообразную форму и или свободно плавают в жидкости, выполняющей сегментационную полость, или же прилегают к стенке пузыря. В некоторых из этих тел, при действии на них уксусной кислотою, мне удавалось различить ядро, в большинстве же случаев я ядра не находил. Сколько я мог заметить, эти жировые шарики, как я их буду называть дальше, отделяются почти на всей внутренней поверхности бластодермы без всякой правильности. Выяснить отношение этих тел к клеткам мне не удалось».

После того как таким путем началось образование энтодермы, эмбрион вытягивается и покрывается ресничками, в то время как жировые шарики собираются в компактную массу на заднем конце личинки и постепенно выполняют всю сегментационную полость. У нормально развивающихся далее личинок в центре происходит раздвигание энтодермы, в результате чего получается большая пищеварительная полость, энтодермальная стенка которой получает отчетливую клеточную структуру. Энтодерма при этом распадается на 2 слоя, значение которых осталось автору неизвестным.

После прикрепления личинки превращаются в круглый диск, в котором можно различить двойной кутикулярный слой: состоящую из многих клеточных слоев эктодерму и также многослойную энтодерму.

У наблюдавшихся Ковалевским Acraspeda энтодерма образуется путем впячивания небольшого участка бластодермы. У Aurelia и Cassiopea (Cotylorhiza), у которых полость дробления относительно невелика, она полностью вытесняется энтодермальным впячиванием, тогда как у Pelagia, у которой впячивается лишь небольшая часть бластодермы, энтодермальный мешок занимает только задний конец личинки, «полость дробления полностью сохраняется». У Cassiopea отверстие,

образовавшееся при впячивании, зарастает, так что личинка становится безротой, в то время как у Pelagia это отверстие переходит в дефинитивный рот.

Прикрепившиеся личинки Cassiopea в течение некоторого времени остаются уплощенными, а затем приобретают форму пирамиды. После этого образуется эктодермальное впячивание, дно которого атрофируется, благодаря чему образуется сообщение вновь образовавшейся полости с энтодермальным мешком. В это же время образуются путем врастания эктодермального кармана две энтодермальные полоски, из которых, вероятно, образуются как четыре продольных мускула, так и овальный сфинктер. На более поздних стадиях образуется еще одно эктодермальное впячивание, которое Ковалевский сравнивает с желудком актинии.[135] Между тем вновь образованная стенка лишь в течение недолгого времени остается направленной вниз, она вытягивается в горизонтальном направлении и выпячивается наружу в форме хобота. В это время возникают четыре первых щупальца, а вскоре еще четыре, чередующиеся с первыми. При наблюдении наиболее поздних из изученных им стадий Ковалевский нашел значительную полость, которую он сравнил с полостью тела других животных, в частности таких, у которых эта полость выполнена соединительной тканью.

У Pelagia, после того как произойдет впячивание энтодермы, личинка начинает расти в длину, в затем принимает форму четырехсторонней пирамиды. Затем личинка укорачивается и становится шире, в результате чего принимает в конце концов характерную дисковидную форму. Далее возникают 4 выроста, которые вскоре удваиваются, так что в целом образуется 8 лопастей, в которые врастают столько же выпячиваний энтодермы. Из утолщенной части покрывающей лопасти эктодермы возникают краевые тельца и, вероятно, также радиальные мышцы.

На некоторых стадиях развития Pelagia Ковалевский наблюдал отделение от энтодермального мешка целых тяжей

мелких зернышек, среди которых, может быть, были и клеточные элементы; они распространялись через всю полость дробления вплоть до верхней эктодермы. Так как эти зернышки не образуют тканей, Ковалевский склонен приписывать им чисто эмбриональное значение. Он предполагает, что это явление гомологично наблюдавшемуся им у Eucope образованию энтодермы и что мы в эмбриональном развитии Pelagia имеем оба главных способа образования этого зародышевого листка (через впячивание бластодермы и путем отделения бластодермальных клеток).

После того как, занимаясь развитием иглокожих, я убедился в гомологии гастроваскулярной системы с перитонеальной полостью вместе с воднососудистой системой[136] и кишечником, и еще до появления обширной работы Ковалевского, я решил и сам заняться развитием кишечнополостных.* Для этого зимою 1869 и 1870 гг. я направился на Riviera di ponente (Сан-Ремо и Вилла-Франка), где мне удалось проследить развитие некоторых медуз (Geryonia proboscidalis, Carmarina hastata Häck., Aeginopsis mediterranea J. Müll., Polyxenia leucostyla), так же как некоторых Oceanidae и Campanularidae. Главнейшие результаты — деление бластодермы у Geryonia на оба зародышевых листка, прямое развитие из яйца этой медузы, так же как Aeginopsis и Polyxenia, образование у двух последних из названных форм зародышей, напоминающих тутовую ягоду, распадающуюся на оба зародышевых листка,— описаны мною в 1870 г. в краткой заметке.** Опубликование большой работы, которая в 1872 г. была представлена в Академию Наук в С.-Петербурге, затянулось до 1874 г., когда она же появилась в «Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie».*** Тем временем

* Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Mélanges biologiques de l'Académie Imp. des sciences de St.-Pétersbourg, т. VI, 1868, стр. 730.

** Ueber die Entwicklung einiger Coelenteraten. Там же, т. VII, 1869—1871, стр. 351.

*** Studien über die Entwicklung der Medusen u. Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, 1874, стр. 15 и сл., табл. II—V.

Фоль* опубликовал выдающееся исследование о первых стадиях развития яйца Geryonidae, в котором он обратил особое внимание на изменение ядра при дроблении яйца, а также установил образование обоих клеточных слоев путем деления бластодермы. В общем обзоре об образовании зародышевых листков у кишечнополостных Фоль приходит к заключению, что они образуются в большинстве случаев путем расщепления вместо впячивания. Противоположного мнения держится Геккель,** который в наличии такого способа образования вообще сомневается и утверждает, что в тех случаях, когда деляминация действительно «доказана, мы будем ее сводить к исходной Gastrula invaginata и принимать, что она образовалась вторично из таковой путем измененного или сокращенного наследования или путем других ценогенетических процессов». Он считает несомненным, что у очень многих кишечнополостных из разных классов образование энтодермы происходит из архибластулы путем впячивания, так что эта группа животных дает важную опору для его теории гастреи.

За последние годы эмбриология медуз привлекала внимание лишь немногих зоологов, которые преимущественно интересовались историей развития Acraspeda. Появились две довольно большие работы Клауса,*** дающие некоторые новые сведения как об эмбриональном развитии, так и о чередовании поколений крупных медуз (Aurelia, Chrysaora). После равномерного дробления образуется небольшая (Aurelia) или значительная полость дробления, в которую затем врастает отделяющийся от бластодермы образующий энтодерму шишковидный вырост. Клаус не считает этот процесс за инвагинацию, но ставит его рядом

* Die erste Entwicklung d. Geryonideneies. Jen. Zeitschr., т. VII, 1873, стр. 471, табл. XXIV, XXV.

** Biologische Studien, II, Stud. z. Gastraea-Theorie, Jena, 1877, стр. 111 и сл.

*** Studien über Polypen u. Quallen d. Adria. Denkschr. der K. Akademie d. Wiss. zu Wien, т. XXXVIII, 1878, стр. 1 и сл., табл. I; далее: Untersuchungen über Organisation u. Entwicklung d. Medusen, Prag, 1883, стр. 1—21, 84—87, табл. I—III, XVI—XVII.

с последней. У Aurelia образуется узкая гастральная полость наряду с бластопором, который при дальнейшем развитии полностью закрывается. Планула прикрепляется анимальным полюсом и превращается в сцифистому, причем Клаус наблюдал лишь однократное энтодермальное впячивание.*

После образования четырех радиальных щупалец появляются четыре интеррадиальные тениоли, из которых каждая содержит один энтодермальный мускульный тяж. Образование эфир осуществляется путем деления, причем весь овальный отдел сцифистомы, редуцирующий щупальца, переходит в первую эфиру.

Некоторые эмбриологические данные об Acraspeda содержит работа Геккеля «Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita».** Он утверждает, что при разнообразных вариациях в развитии этой медузы при особых условиях встречается прямой переход от гаструлы к эфире, без посредства сцифистомы. Во второй из цитированных выше работ Клауса многие данные Геккеля подвергаются научной критике.

Совсем недавно появилось предварительное сообщение Гетте*** о развитии Aurelia aurita и Cotylorhiza borbonica.

Так же как и Клаус, он не нашел впячивания энтодермы, но наблюдал совершенно беспорядочное внедрение энтодермальных клеток в полость дробления, причем вскоре в качестве вторично возникающей полости образовывался кишечник, открывающийся наружу бластопором. В согласии с Ковалевским и Клаусом Гетте видел стомодеальное эктодермальное впячивание; но совершенно иначе описывает он возникновение четырех мускульных тяжей, которые образуются из четырех воронкообразных периоральных эктодермальных впячиваний.

* Это недоразумение, когда Клаус думает, будто Ковалевский наблюдал первое эктодермальное впячивание сцифистомы «тянущимся до основания ноги». В русском тексте такого указания не содержится и, напротив, утверждается, что вновь образовавшаяся полость вследствие разрушения стенки соединяется с полостью первичного кишечника.

** Jena, 1881.

*** Zool. Anz., VIII Jahrg., [1885], № 205, стр. 554.

Участки энтодермы, из которых выводит эти мускулы Ковалевский, Гетте считает за два первых желудочных кармана, к которым позже присоединяются еще два.

Если, согласно Клаусу и Гетте, Acraspeda не обладают настоящей инвагинационной гаструлой и лишь имеют стоящую к ней более или менее близко эмбриональную форму, то Lucernaria, считаемая многими зоологами за Acraspeda,[137] согласно Ковалевскому,* характеризуется полным отсутствием стадии гаструлы. Этому автору не удалось установить, образуются ли первые энтодермальные клетки путем деления или путем миграции из клеток бластодермы, но он определенно утверждает, что впячивание при этом не имеет места. Зародыш остается сплошным и разделяется на оба зародышевых листка, причем энтодерма располагается в один ряд клеток, напоминающих хрящевые. Лишенная ресничек личинка передвигается путем ползания и переходит в округлое состояние; дальнейшее развитие ее не прослежено.

Об образовании энтодермы и развитии некоторых Craspedota мною сделано несколько, частью попутных, сообщений, поскольку я уже длительное время занимаюсь эмбриологией медуз. Я повторил заново** исследование деляминационного процесса у Geryonidae и смог подтвердить и дополнить мои прежние данные. Кроме того, я описал некоторые молодые стадии Cuninae, паразитирующие в пищеварительной полости Geryonidae и замечательные наличием большой амебоидной опорной клетки. Процесс образования энтодермы у гидромедуз, на основании собственных наблюдений, начиная с 1879 г., я рассматриваю как «внедрение одиночных клеток бластулы в центральную полость».*** В 1880 г.**** я опубликовал малень-

* Zool. Anz., VII Jahrg. [1884], № 184, стр. 712.

** Vergleichend-embryologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXV, 1882, стр. 443.

*** Spongiologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 382.

**** Отчет о заграничной командировке в 1879—1880 г. Зап. Новоросс. ун-та, т. XXX, 1880.

кую заметку по этому же вопросу. «У Eucope и Tiara энтодерма образуется из клеток, внедряющихся на заднем полюсе полости бластулы; остается нерешенным, предшествует ли этому процесс поперечного деления клеток». На собрании естествоиспытателей в 1883 г. в Одессе мною было сделано сообщение* на основании новых наблюдений об образовании энтодермы у медуз, а также о наблюдавшемся мною прямом развитии Aglaura hemistoma из яйца.

В то же время появились некоторые работы о развитии Craspedota других исследователей, в которых также обращалось особое внимание на образование энтодермы. В 1882 г. Клаус** сообщил о развитии личинок у Aequorea Forskalii, причем процесс образования энтодермы он обозначает как «полярное врастание». На заднем конце плавающей личинки образуется клеточная пробка, которая постепенно заполняет полость бластулы. Этот процесс Клаус считает близко родственным инвагинации, от которой он отличается лишь тем, что центральная полость гаструлы образуется не сразу первично от поверхности, а формируется вторично через расщепление в скоплениях клеток. С деляминацией, как ее наблюдал Оллмэн у Laomedea, полярное врастание, согласно Клаусу, «не имеет ничего общего». В своей большой работе Клаус*** описывает дробление, характеризующееся неравными размерами бластомеров, а затем переходит к рассмотрению процесса формирования личинки. «По мере развития все более утолщается стенка задней выдающейся части пузыря, в то время как образующие ее клетки становятся более высокими. Можно убедиться, что эти клетки путем деления начинают вдаваться во внутреннюю полость пузыря и образуют пробку, элементы которой постепенно сдвигаются во внутреннюю полость». Клаус противопоставляет этот способ образования энтодермы

* Прот. VII съезда естествоисп., отд. зоол., 1883, стр. 6.

** Zool. Anz., V Jahrg., 1882, № 112, стр. 284.

*** Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen, стр. 84, табл. XVI, XVII.

деляминации и находит между ними существенные различия, подчеркивая вместе с тем сходство с описанным выше способом образования энтодермы у акалеф.

В почти одновременно появившейся работе о развитии Obelia Мережковский* также занимается преимущественно вопросом об образовании у этой медузы энтодермы. Русский исследователь отклоняется в некоторых отношениях от представлений Клауса и возвращается к признанию наличия процесса внедрения бластодермальных клеток. Согласно ему, миграционный процесс протекает очень медленно, так как только единичные клетки отделяются от бластодермы, и между нею и энтодермой сохраняется резко очерченная граница. Мережковский дает также изображение метаморфоза и утверждает, что Obelia, подобно тому как это принимал раньше ван Бенеден, превращается в гидроидного полипа; утверждение это высказывается, однако, без достаточных доказательств. Из рисунков Мережковского скорее можно сделать вывод, что происходят патологические процессы обратного развития.

Представления Гамана** об образовании энтодермы у Tiara, опубликованные в том же 1883 г., в большей мере согласуются с данными Клауса, чем с моими и Мережковского. Он описывает этот процесс как врастание с заднего полюса. «Вскоре начинается на заднем конце врастание клеток и деление наружных клеток. Продукты деления внедряются в полость дробления и все более и более заполняют последнюю, начиная от заднего конца и кпереди». «В конце этого процесса имеем перед собою гаструлу; энтодерма ее представлена клеточной массой, в которой центральная полость появляется в форме щели».

Наконец, я должен еще сказать о работе Брукса,*** который

* Histoire du développement de la Méduse Obelia. Bull. de la Soc. zool. de France, т. VIII, 1883, стр. 18.

** Beiträge z. Kenntn. d. Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVIII, 1883, стр. 426—428, табл. XXIII.

*** On the life history of Eutima. Zool. Anz., VII Jahrg., 1884, № 184, стр. 709.

наблюдал образование энтодермы у Eutima mira Mc. Cr. Он описывает этот процесс как деляминацию, происходящую по всей внутренней поверхности энтодермы. Планула характеризуется образованием своеобразной цементной железы, причем личинка становится двусторонне симметричной. Полипоидная стадия следует за описанной Клаусом кампанопсидной формой.

Параллельно с изучением развития медуз в течение двух последних десятилетий изучалась также история развития гидрополипов. В больших работах английских и американских зоологов (Оллмэна,* Алекс. Агассица**) имеется много данных о различных стадиях развития этих животных. Оллмэн дает, кроме того, описание эмбрионального развития Laomedea flexuosa. Происходит довольно правильное дробление, приводящее к моруле, а следующая за тем деляминация приводит к образованию зародышевых листков. С этим согласуются немногие наблюдения над развитием Cordylophora lacustris Allm., которые приводит Шульце.***

Фрэпон**** также наблюдал деляминацию у Campanularia angulata; его исследования и в других отношениях согласуются с господствующими взглядами. Отличную от этого картину образования зародышевых листков у Tubularia mesembryanthemum Allm. наблюдал Чиамичиан*****. Он описывает у этого гидроида неправильное дробление, приводящее к образованию крупных и мелких бластомеров. Последние обрастают первых, образуя эпиболическую гаструлу, энтодерма которой представляет компактную кучку крупных клеток. Возникший таким путем двуслойный зародыш образует щупальца и постепенно

* A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, 1871 (Ray Society).

** Illustrated Catalogue of Museum of comparative Zoology, II. North. amer. Acalephae, Cambridge, 1865.

*** Ueber den Bau u. die Entwicklung d. Cordylophora lacustris, Leipzig, 1871, стр. 38.

**** Archives d'expérim. zool., т. VIII, 1879—1880, стр. 442.

***** Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 335, табл. XIX.

превращается в так называемую актинулу, дальнейшее превращение которой Чиамичиан описывает в согласии с предшествующими авторами. Образование зародышевых листков у Tubularia с тех пор изучалось Клейненбергом,* Бальфуром,** мною*** и Гаманом,**** которые у этого гидроида (изучался тот же вид, что и у Чиамичиана) нашли обычную деляминацию вместо эпиболии. Последний из упомянутых исследователей изучал, кроме того, развитие многих других гидроидных полипов и пришел к общему заключению, что планула «всегда образуется путем деляминации» (стр. 503). У Halecium tenellum он описывает, однако, совсем другой путь образования энтодермы, который им рассматривается как проникновение образованных в наружном листке клеток внутрь полости дробления. «О деляминации, — говорит автор, — вряд ли здесь можно говорить. Процесс скорее примыкает к инвагинации» (стр. 528).

Совершенно отличный ход эмбрионального процесса описан для Myriothela и Hydra. У первой из названных форм, согласно Коротневу,***** настоящего дробления не происходит, но образуются мелкие расположенные в желтке клетки, которые перемещаются от центра к периферии. После этого эмбриональные клетки абсорбируют яйцевую плазму и желток и в конце концов получается морула, которая далее расщепляется на 2 зародышевых листка. Приведенные в работе рисунки допускают, однако, и другое толкование. Возможно, что контуры бластомеров не отчетливы и поэтому Коротневым были приняты за гомогенную яйцевую плазму. Его эмбриональные клетки будут тогда, конечно, не целыми клетками, а лишь ядрами с

* Balfour's Handbuch d. vergl. Embryologie, немецкий перевод, т. I, 1880, стр. 148, прим. 2.

** Там же.

*** Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVI, 1882, стр. 437.

**** Der Organismus d. Hydropolypen. Jen. Zeitschr., т. XV, 1882, стр. 480 и сл.

***** Опыт сравнительного изучения Coelenterata, ч. 2 и 3. Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр. [т. XXXVII, прилож. 2], М., 1880, стр. 27—33.

прилежащим слоем протоплазмы. Двуслойный зародыш содержит своеобразные личиночные щупальца, образующиеся путем впячивания, и эмбрион превращается в актинулу путем, описанным уже ранее Оллмэном.

Еще более своеобразные, частично еще не выясненные явления наблюдались у пресноводных полипов. Так, Клейненберг* сообщает, что у двуслойного зародыша периферический однослойный листок целиком превращается в хитиновую оболочку, тогда как центральная часть одна образует целого эмбриона. Перед тем как это произойдет, все эмбриональные клетки сливаются в плазмодий, внутри которого затем появляется будущая гастроваскулярная полость. Плазмодий расщепляется на эктодермальный и энтодермальный слои, в которых еще не выясненным путем вновь возникают клеточные элементы. После этого эмбрион вытягивается в длину, получает ротовое отверстие и превращается в молодую гидру. За последние годы Коротнев** вновь исследовал развитие пресноводных полипов и подтвердил в общем многие результаты Клейненберга.

Шестнадцатиклеточная стадия дробления обладает сегментационной полостью, которая лишь постепенно заполняется энтодермальными клетками, образующимися путем деления из клеток бластодермы. Эктодерма претерпевает «гистолиз и превращается в оболочку, в то время как дефинитивная эктодерма происходит из энтодермы».

Гораздо проще обстоят дела по Кершнеру,*** который опубликовал по этому вопросу предварительное сообщение. Согласно этому автору, энтодерма образуется путем внедрения бластодермальных клеток в сегментационную полость на нижнем полюсе яйца. Эктодерма сохраняется так же, как и энтодерма, принимающая соединительнотканный характер.

---

* Hydra, Leipzig, 1872, стр. 48—80.

** Zur Kenntniss d. Embryologie v. Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool, т. XXXVIII, 1884, стр. 314, табл. XIV.

*** Zur Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zool. Anz., III Jahrg. 1880, № 64, стр. 454.

Из приведенного обзора видно, что у медуз важнейшие эмбриональные процессы обнаруживают большое разнообразие и изучены еще далеко не достаточно для того, чтобы можно было привести их в систему под общим углом зрения. Насколько различны в этом отношении более сложно организованные типы, например, амбулякральные животные,[138] или моллюски, у которых такие основные эмбриональные процессы, как образование энтодермы, протекают однотипно? Было ясно, что ближайшее исследование эмбриональных процессов медуз не только даст знание истории развития этих животных, но позволит осветить и некоторые общие вопросы сравнительной эмбриологии; поэтому я предпринял, как это было видно и из исторического обзора, сравнительное исследование основных явлений развития этой группы. Для этой цели я осуществлял в течение последних пяти лет неоднократные экскурсии на Средиземное море. Я начал мои исследования в Неаполе в 1880 г., где мог изучить лишь немногие формы; более счастливой в этом отношении оказалась Мессина, где я работал с ноября 1882 г. до начала мая 1883 г. и получил основные результаты настоящего исследования. Но я не считал, однако, мои наблюдения завершенными и направился в Вилла-Франку (с февраля по май 1885 г.), чтобы заполнить важнейшие пробелы и еще раз проверить ранее полученные результаты.

Так возникла настоящая работа, которая, несмотря на затраченный труд, все же является еще далеко не совершенной.

Мною было изучено развитие следующих видов:* Tiara piliata Al. Ag. (Вилла-Франка, 1870, и Неаполь, 1880), Oceania armata Köll. (Вилла-Франка, 1870, Мессина, 1882—1883), Rathkea fasciculata Häck. (Мессина, 1882—1883), Laodice cruciata L. Ag. (Вилла-Франка, 1870 и 1885), Clytia flavidula mihi (Неаполь, 1880, Вилла-Франка, 1885), Clytia viridicans mihi (Вилла-Франка, 1870 и 1885), Octorchis Gegenbauri Häck.

* Основания для примененных мною названий изложены в статье: Medusologische Mittheilungen в Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. zu Wien etc., т. VI, вып. 2, стр. 237.

(Вилла-Франка, 1885), Aglaura hemistoma (Мессина, 1883), Liriope mucronata Geg. (Неаполь, 1880, Мессина, 1883), Geryonia proboscidalis Esch. (Неаполь, 1880, Мессина, 1883), Polyxenia leucostyla Will. (Неаполь, 1880, Мессина, 1883, Вилла-Франка, 1885), Aeginopsis mediterranea J. Müll. (Мессина, 1882—1883), Nausithoë marginata Köll. (Мессина, 1882—1883), Pelagia noctiluca (Мессина, 1882). Кроме того, я наблюдал некоторые стадии развития следующих медуз: Obelia polystyla Allm. (Мессина, 1883), Tima pellucida Geg. (Вилла-Франка, 1870), Aequorea Forskalii (Вилла-Франка, 1870), Rhopalonema velatum Geg. (Мессина, 1883), Polyxenia albescens (Cunina albescens Geg.), Solmissus albescens Häck. (Неаполь, 1880) и Aurelia aurita (Одесса, 1881).

Для сравнительного обозрения необходимо было вовлечь в круг исследования и гидроидных полипов. Я использовал возможность изучить развитие некоторых представителей их. Это были: Tubularia mesembryanthemum Allm. (Неаполь, 1880), Eudendrium capillare (Мессина, 1883), Campanularia caliculata (Сан-Ремо, 1869), Campanularia angulata (Триест, 1885), Plumularia setacea (Мессина, 1883), Sertularia pumila (Сан-Ремо, 1869, Мессина, 1883).

Чтобы получить пригодный для исследования материал, я изолировал половозрелых медуз в большие сосуды и ожидал, когда они начнут откладывать яйца. Когда количество последних оказывалось достаточным, я вынимал животных или перекладывал яйца в другие сосуды, которые тщательно закрывались. Искусственное оплодотворение мной не применялось, с тех пор как я убедился, что оно или не удается, или дает анормальное развитие.

Развитие сначала изучалось на живых объектах, чтобы получить общую ориентировку. Но так как при этом тонкие процессы даже на прозрачных эмбрионах проследить невозможно, я должен был прибегнуть к действию реактивов. Наилучшие результаты дает осмиевая кислота, которая прямо-таки необходима для изучения развития медуз. Она употреблялась

в однопроцентном растворе или в форме паров, или в жидком виде. После этого эмбрионы окрашивались кармином Виля или пикрокармином и исследовались в разведенном глицерине. После того как обработанные объекты изучались как с поверхности, так и в оптическом разрезе, я придавливал их по методу братьев Гертвигов, изолировал наиболее важные части и окончательно их исследовал. При помощи этой техники я мог изучить детали образования энтодермы и развития тканей.

Наряду с этим, многие явления изучались на срезах, которые изготовлялись согласно общепринятой методике (пикросерная кислота по Клейненбергу, спирт 70°, 90°, окраска борным кармином, заливка в парафин, просветление в бергамотном масле, заключение в канадский бальзам). Как ни необходима для многих эмбриологических вопросов техника срезов, но она дает мало в тех случаях, когда дело идет о гистологических признаках и когда, например, имеют большое значение тончайшие клеточные отростки.

Некоторые объекты требуют особой обработки. Так, при изучении крупных и нежных яиц и эмбрионов Geryonidae, Rhopalonema и Aglaura лучшие результаты были получены при обработке разбавленной уксусной кислотой или смесью уксусной и осмиевой кислот.

При изучении развития гидроидных полипов целые гонофоры и яйцевые пакеты клались в пикросерную смесь, хромовую кислоту или прямо в крепкий спирт и затем разлагались на срезы. Только молодые или, напротив, совсем поздние стадии изучались на изолированных эмбрионах или личинках.

Чтобы избежать ненужных повторений, материал излагается мною сравнительно по стадиям развития. Для ориентировки же читателя в явлениях в зоологической последовательности рисунки расположены по отдельным видам.



Первая глава

ЯЙЦО И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ЕГО

Форма, величина, прозрачность и окраска яйца.— Время кладки.— Развитие яйца в яичнике.— Созревание яйца.— Структура отложенного яйца.— Оплодотворение

Зрелые яйца всех исследованных мною медуз имеют правильную шаровидную форму. Из этого правила не составляет исключения и Geryonia proboscidalis Esch. Я упомянул этот вид, потому что Фоль* описывает и рисует у него овальные яйца. Не возражаю, что отдельные яйцевые клетки вследствие давления или в силу иных причин могут принимать удлиненную овальную форму, в большей же части яйца Geryonia являются совершенно сферическими, как я это отмечал в моей прежней работе.** Также и у изученных мною гидроидов яйца шаровидные за исключением Eudendrium, имеющего характерные грушевидные яйца.

В то время как форма яиц характеризуется большим постоянством у разных представителей, размеры яиц обнаруживают большие колебания даже у близко родственных медуз. Крайние случаи имеют место в пределах семейства Aeginidae. Наибольшими яйцами, до 1,5 мм, обладает Polyxenia

---

* Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jen. Zeitschr., т. VII, 1873, стр. 474, табл. XXIV, рис. 1.

** Studien über die Entwicklung d. Medusen u. Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, 1874, стр. 17, табл. II, рис. 1.

albescens (Cunina albescens Geg.); наименьшие свойственны настоящим Cunina. Так, у Cunina proboscidea Mets., крупные особи которой превосходят размерами вышеназванный вид, яйца имеют поперечник 0,024 мм. Между двумя указанными величинами лежит обширная шкала, в которую укладываются все исследованные мною медузы. Приведу полученные числа.

1. Cunina proboscidea	0,024	мм
2. Aglaura hemistoma	0,09	»
3. Tiara leucostyla	0,09	»
4. Rathkea fasciculata	0,11	»
5. Liriope mucronata	0,135	»
6. Octorchis Gegenbauri	0,14	»
7. Mitrocoma Annae	0,14	»
8. Polyxenia leucostyla	0,127—0,147	»
9. Aequorea Forskalii	0,16	»
10. Clytia viridicans	0,16	»
11. Laodice cruciata	0,18	»
12. Sertularia pumila	0,22	»
13. Aeginopsis mediterranea	0,23	»
14. Nausithoë marginata	0,23	»
15. Rhopalonema velatum	0,24	»
16. Clytia flavidulum	0,25—0,27	»
17. Oceania armata	0,28	»
18. Geryonia proboscidalis	0,23—0,33	» (по Фолю)
19. Polyxenia albescens	1,5	»

Из этой таблицы можно видеть, что размеры яиц медуз не стоят ни в какой связи с их положением в системе, как это уже показало сравнение яиц Aeginidae. С другой стороны, нельзя установить связь и между величиной и ходом развития яиц. Напротив, существует известная связь между величиной яиц и размерами животного у близкородственных медуз. Так, Geryonia proboscidalis обладает бóльшими яйцами, чем Liriope mucronata Geg.; яйца Clytia flavidula крупнее, чем яйца маленькой Clytia viridicans.

Бóльшая часть медуз обладает бесцветными прозрачными яйцами,— особенность, которая, повидимому, имеет защитное

значение. Нужно подчеркнуть, что и те медузы имеют прозрачные яйца, у которых половые органы ярко окрашены, как, например, Tiara piliata Ag. или Pandaea conica Les. Это говорит за то, что полезная для яиц прозрачность была закреплена через естественный отбор. Однако существуют медузы, которые образуют совершенно непрозрачные яйца, и не только такие виды, как, например, Oceania armata Köll. (табл. I, рис. 32), откладывающая яйца вечером, но и медузы, которые откладывают яйца при дневном освещении, например, Rathkea fasciculata Häck. (табл. I, рис. 18). Яйца этого вида при падающем свете являются желтоватыми, тогда как у Oceania armata они молочнобелые.* Среди Acraspeda Pelagia noctiluca имеет непрозрачные, коричневатые или фиолетовые яйца, Nausithoë punctata Köll. также имеет непрозрачные белые, голубоватые или фиолетовые, а Nausithoë marginata Köll.— лимонножелтые яйца (табл. X, рис. 1, 2). У представителей этого рода яйца снабжены стрекательными капсулами, что имеет, вероятно, защитное значение, на что указывал уже О. Гертвиг.

В то время как прозрачность для яиц медуз является правилом, для гидрополипов это — редкое исключение. Среди изученных мною гидрополипов я нашел прозрачные яйца лишь у Tubularia, тогда как большинство имеет белые, коричневые (Plumularia), красноватые и оранжевые (Eudendrium) яйца.

У большинства медуз яйца по удельному весу тяжелее морской воды, так что они более или менее быстро опускаются на дно. Исключение составляют яйца Rhopalonema velatum Geg., которые оказываются подвешенными в толще воды, что, вероятно, связано с наличием у них значительного количества жира.

* Келликер (Zeitschr. f. wiss. Zool., т. IV, стр. 324) пишет также, что яйца этого вида велики и снабжены «беловатым желтком». Гегенбаур, напротив (стр. 28), утверждает, что яйца Oceania armata Köll. малы и совершенно прозрачны. Повидимому, это основано на смешении с яйцами другого вида, что подтверждается и расхождением наших данных о процессе дробления.

Яйца медуз освобождаются через разрыв яичников и, за редкими исключениями, попадают в морскую воду. Яйца откладываются не в любое время, но в определенные для каждого вида часы. Относительно некоторых видов это уже было отмечено предыдущими исследованиями. Так, по Клаусу,* Aequorea Forskalii выбрасывает свои яйца ночью или в ранние утренние часы; то же наблюдал Мережковский** у Obelia. Последний исследователь предполагал наличие прямого действия света, что, однако, не может быть целиком принято, так как имеются медузы, которые только вечером выметывают яйца. У тех форм, у которых это происходит утром, часы откладки сдвигаются в зависимости от времени года. Так, Mitrocoma Annae Häck. в январе откладывает яйца между 9 и 10 часами утра, тогда как в марте — между 6 и 7 часами утра.

В следующей таблице сопоставлены наблюдавшиеся мною факты, причем медузы расположены не в систематическом порядке, но по времени откладки яиц.

1. Mitrocoma Annae Häck., с 6 до 7 час. утра (март), с 9 до 10 час. утра (январь).
2. Clytia flavidula mihi, с 8 до 9 час. утра (март, апрель).
3. Rathkea fasciculata Häck., в 10 час. утра (январь).
4. Aglaura hemistoma Per. Les., между 11 час. утра и часом пополудни (апрель).
5. Nausithoë marginata Köll., в 12 час. дня (декабрь).
6. Geryonia proboscidalis Esch., в 12 час. дня. (апрель).
7. Pelagia noctiluca Per. Les., с 12 до 2 час. дня (декабрь).
8. Polyxenia leucostyla Will., с 1 до 3 час. дня (март, апрель).
9. Liriope mucronata Geg., между 3 и 4 час. дня (с декабря по март).
10. Laodice cruciata L., между 4 и 5 час. дня (с февраля до апреля).
11. Aeginopsis mediterranea J. Müll., от 5 до 6 час. вечера (с декабря по февраль).
12. Oceania armata Köll., от 6 до 7 час. вечера (декабрь).
13. Octorchis Gegenbauri Häck., в 8 час. вечера (февраль).
14. Clytia viridicans mihi, в 8 час. вечера (март, апрель).

* Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung d. Medusen, 1883, стр. 84.

** Histoire du développement de la Méduse Obelia. Bull. de la Soc. zool. de France, т. VIII, 1883, стр. 25.

Из этого можно сделать заключение, что все время с восхода солнца и до вечера благоприятно для откладывания яиц разными медузами и что только поздно вечером и ночью яйца не откладываются. Мне представляется вероятным, что и Aequorea Forskalii и Obelia не являются исключением из этого правила; по крайней мере нахождение Клаусом в утренние часы яиц с направительными тельцами указывает на то, что яйца были отложены совсем незадолго до того, т. е. во время восхода солнца. Из данных Мережковского о том, что в 7 часов утра он находил бластулы Obelia, можно заключить, что яйца были отложены предыдущим вечером.

Если мы посмотрим на таблицу, то убедимся, что время откладки яиц наиболее различно как раз у близкородственных форм. Так, Clytia flavidula кладет яйца утром, тогда как Clytia viridicans — двенадцатью часами позднее. Между кладкою яиц Rathkea fasciculata и Oceania armata протекает от 8 до 9 часов. Эти факты объясняются, вероятно, тем, что откладка яиц в различное время представляет собою приспособление к недопущению скрещивания между разными видами. Если Clytia flavidula откладывает свои лишенные оболочек яйца утром, то последние могут столкнуться со спермиями таких форм, как Mitrocoma Annae или Rathkea fasciculata, причем это не приведет к оплодотворению; спермии же близкого вида (Clytia viridicans), которые могут дать скрещивание, выделяются в такое время, когда все способные к оплодотворению яйца уже оплодотворены спермиями своего вида.

Яйца в яичнике возникают в виде клеток с большим пузыревидным ядром, содержащим ядрышко. Имеющееся первоначально небольшое количество протоплазмы значительно увеличивается во время роста, причем в ней откладываются частью очень мелкие зернышки, частью более крупные зерна желтка. Созревание яйца начинается с изменений ядрышка (nucleolus), от которого отделяется множество мелких зернышек (табл. IV, рис. 17, 18). Ядрышко становится при этом все меньше и оказывается в конце концов неотличимым от соседних

зернышек. Согласно данным О. Гертвига* и Мережковского,** у Obelia polystyla этот процесс происходит гораздо раньше, чем у всех остальных медуз. После того как ядерный сок становится мутным благодаря массе зернышек, ядро претерпевает внезапные изменения. При рассмотрении живого объекта зародышевый пузырек кажется совершенно исчезнувшим; лишь при обработке реактивами (например, двухпроцентной уксусной кислотой) ядро обнаруживается у периферии яйца в форме неправильно очерченного образования (табл. IV, рис. 19), содержащего похожий на протоплазму гомогенный ядерный сок. На следующих стадиях содержимое ядра превращается в ядерное веретено, в котором наряду с тонкими нитями можно различить отдельные хроматиновые зерна (табл. IV, рис. 20). Измененное, несколько погруженное в протоплазму ядро обоими своими горизонтально лежащими полюсами кажется связанным с лучистыми фигурами.

Так начинается образование так называемых направительных телец, или лучше, направительных клеток, наличие которых у медуз, насколько мне известно, впервые было констатировано О. Гертвигом. Его данные относятся преимущественно к яйцам Acraspeda — Pelagia и Nausithoë, тогда как сообщение об Aeginopsis, так же как о представителях Craspedota, очень неполны.

Наблюдения над направительными клетками Craspedota затрудняются тем, что яйца их голые, а поэтому направительные клетки вскоре после их образования отваливаются и совершенно исчезают из глаз. В последнее время направительные клетки Aurelia aurita и Aequorea Forskalii описаны Клаусом.

Я наблюдал эти образования, кроме Nausithoë и Aurelia (у последней я нашел их на Мадере в 1872 г.), еще у Clytia flavidula, Mitrocoma Annae, Laodice cruciata и Rathkea fasciculata.

---

* Beiträge z. Kenntniss d. Bildung, Befruchtung u. Theilung d. thierischen Eies, II. Morphol. Jahrb., т. XIV, 1878, стр. 179, прим. 2.

** Указ. соч., стр. 23.

Я не сомневаюсь, что они имеются и у других медуз, только не у всех удалось провести прямые наблюдения, иногда связанные с известными трудностями.

После того как образовалось описанное выше ядерное веретено, из тела яйцевой клетки выступает амебоидный вырост (табл. IV, рис. 26), который вскоре совсем отделяется, будучи связан с яйцом лишь тончайшей нитью (рис. 22). После того как это произойдет, в периферической части клетки внезапно появляется светлый, резко очерченный пузырек, который представляет собою ядро яйца.

У Mitrocoma Annae я нашел только одну направительную клетку (табл. III, рис. 20), у Clytia flavidula (табл. II, рис. 1) и Nausithoё marginata (табл. X, рис. 1—8) — по две, у Laodice cruciata (табл. IV, рис. 23) и Rathkea fasciculata (табл. I, рис. 18, 19) — по три направительные клетки. В то время как у некоторых медуз, например, у Clytia flavidula, выталкивание направительных клеток происходит еще в яичнике, у других, например, у Laodice cruciata, Mitrocoma Annae, этот процесс совершается через несколько минут после откладки яйца.[139]

Только в редких случаях, как, например, у обладающих слизистой оболочкой яиц Acraspeda и у голых яиц Rathkea fasciculata, направительные клетки сохраняются во время дробления, в большинстве же случаев они отделяются от яйца тотчас после их образования. Этим лучше всего доказывается, что они не только при дроблении, но и при оплодотворении не играют никакой роли.

Что направительные клетки действительно представляют собою настоящие клетки, следует не только из фактов, установленных у различных животных, но и из прямых наблюдений на медузах. Так, при обработке уксусной кислотой я наблюдал отчетливо выраженные ядра в направительных клетках Nausithoё marginata (табл. X, рис. 3), вполне подтверждая этим данные О. Гертвига. У Craspedota этот опыт обычно не удается, потому что текущая капля немедленно отделяет и удаляет свободно прилегающую направительную клетку.

После выделения направительных клеток получаются зрелые, способные к оплодотворению яйца медуз. У Craspedota, так же как у Geryonia proboscidalis, они, вопреки противоположным данным Фоля, совершенно голые. Оболочка яйца, по этому автору (см. указ. соч., табл. XXIV, рис. 1, *c*), имеется и у четырехклеточной стадии дробления (рис. 3, *c*) и представляет собой, повидимому, лишь наружный контур яйца или бластомеров. При повторном исследовании у этого вида как живых яйцевых клеток, так и обработанных уксусной кислотой, мне никогда не удавалось наблюдать яйцевой оболочки. На это указывает и отсутствие направительных клеток, которые обычно сохраняются при наличии яйцевой оболочки. Слизистая оболочка, как ее описывает Фоль у Geryonia, встречается у некоторых Craspedota; я отчетливо наблюдал ее у Rathkea (табл. I, рис. 32).

Среди Acraspeda яйца Nausithoë отличаются наличием слизистой оболочки со стрекательными капсулами (табл. X, рис. 1), как это было впервые указано О. Гертвигом (указ. соч., стр. 181, прим. 1) и подтверждено мной. У Aurelia и Pelagia имеется тонкая (Клаус, указ. соч., табл. I, рис. 1—5, стр. 2) бесструктурная оболочка.

В яйце медуз находим, в согласии с данными Фоля, экто- и эндоплазматические слои. У многих представителей эти образования лишь слабо отделены друг от друга, как у Rhopalonema velatum, оба вида Clytia (табл. II, рис. 1, 2), Laodice cruciata (табл. IV, рис. 23), Thiara pileata (табл. I, рис. 1), Oceania armata (табл. I, рис. 32), Polyxenia leucostyla (табл. VIII, рис. 2); у некоторых других Craspedota, как Liriope mucronata (табл. V, рис. 2) и особенно у Rathkea fasciculata (табл. I, рис. 18), оба слоя резко отделены друг от друга. Эктоплазма более плотная, гомогенная или с очень мелкой зернистостью; эндоплазма заключает более грубый материал в виде желтка, в котором располагается протоплазматическая сеть.

Дейтоплазма представлена или мелкими, прозрачными, или непрозрачными зернами (табл. I, рис. 18; табл. II, рис. 2 *c*,

1, *c*), или более крупными желточными зернами. Последние могут быть совершенно прозрачными, как у Rhopalonema velatum и Aglaura hemistoma (табл. VII, рис. 1, 2) или оказываются окрашенными и непрозрачными, как, например, у Nausithoë (табл. IX, рис. 1). Ядро яйца или целиком заключено в эктоплазме (табл. VII, рис. 2), или лежит частью в экто-, частью в эндоплазме; во всех случаях ядро находится в периферической части яйца и иногда почти прилегает к его поверхности (в табл. I, рис. 1; табл. III, рис. 21).

Ядра яйцевых клеток резко контурированы, имеют форму округлых, овальных или слегка грушевидных пузырьков, которые при наблюдении живых объектов кажутся совершенно прозрачными. При обработке реактивами (смесью уксусной и осмиевой кислоты или одной из этих кислот в отдельности) в ядре или выступает только мелкозернистый осадок (табл. IV, рис. 2), или обнаруживается еще расположенное в центре нуклеоподобное образование (табл. VII, рис. 2). Своеобразную, но постоянную структуру обнаруживают ядра зрелых яиц Clytia flavidula; грушевидный пузырек обладает сверху розетковидным образованием, слагающимся из четырех зернышек, а в своей нижней трети — гомогенным осадком (табл. II, рис. 3). Значение этих структур осталось невыясненным. В то время как Гегенбаур* в яйцах изученных им Oceânidae описывает большой, делящийся при дроблении зародышевый пузырек, в моих исследованиях я принимаю, что зародышевый пузырек в зрелых яйцах исчезает и только после оплодотворения заменяется «ядром первой эмбриональной клетки». Фоль наблюдал (указ. соч., стр. 474) в оплодотворенных яйцах Geryonidae зародышевый пузырек, который, по его мнению, однако, не может быть идентифицирован с зародышевым пузырьком неоплодотворенного яйца. «Происходит ли ядро оплодотворенного яйца от ядра или от ядерного тельца неоплодотворенного яйца, или же эти образования исчезают при оплодотворении,

* Zur Lehre vom Generationswechsel etc., стр. 24, 28.

чтобы появиться заново», Фоль оставляет нерешенным. Лишь после того как эти процессы были изучены на более благоприятных объектах, О. Гертвигу удалось выяснить эти отношения и на яйцах медуз. Он нашел, что зародышевый пузырек принимает существенное участие в образовании направительных клеток и остаток его переходит в ядро яйца. Таким путем было доказано, что ядро «первой эмбриональной клетки» возникает еще до оплодотворения и совершенно независимо от него. Исследуя с улучшенной техникой в последнее время этот вопрос, я мог убедиться в правильности выводов О. Гертвига (как это вытекает из изложенного выше) и вместе с тем видеть, насколько трудно, а подчас и невозможно, у медуз доказательство генетической связи между зародышевым пузырьком и ядром яйца.

Яйца гидроидных полипов вообще построены сходно с яйцами гидромедуз. По большей части они лишены оболочки, как это было отмечено Бергом* и другими исследователями. В протоплазме взвешено большое количество мелких непрозрачных желточных зерен, которые или равномерно распределены в яйце, или концентрируются преимущественно в его центральных частях. Разделение на экто- и эндоплазму выражено особенно ясно у Eudendrium, где эктоплазма снабжена массой мелких, при проходящем свете черных зернышек, в то время как эндоплазма включает лишь немного таких зернышек, но зато содержит оранжевые или красноватые желточные шарики. Зародышевый пузырек, т. е. ядро яйцеклетки, вполне напоминает таковое медуз. В то время как у большинства гидроидных полипов яйцевые клетки увеличиваются в размерах путем обычной ассимиляции, у Tubularia, как это впервые показал Бальфур,** рост яиц в яичнике осуществляется в результате активного пожирания соседних клеток. Эти данные я

---

* Studien über die erste Entwicklung d. Eies von Gonothyrea Loveni. Morphol. Jahrb., т. V, 1879, стр. 27.

** Handb. d. vergl. Embryol., Deutsch. von Vetter, т. I, 1880, стр. 28.

могу всецело подтвердить. Вероятно, такой же процесс имеет место и при образовании яиц у гидры.

Оплодотворение я наблюдал у Mitrocoma Annae Häck, т. е. у той же медузы, которую исследовал в этом направлении и О. Гертвиг. Это произошло по той причине, что этот вид обладает удобными для исследования яйцевыми клетками (хотя они и не являются гомогенными и лишенными зернистости), откладываемыми в ранние утренние часы.

Перед оплодотворением в той части эктоплазмы, которая ближе всего расположена к ядру яйца, образуется углубление, имеющее форму линзы (табл. III, рис. 22). Образование его, вероятно, обязано активной деятельности протоплазмы. Семенное тельце направляется в это углубление (табл. III, рис. 22, 23) и быстро проникает в яйцо, после чего, при наблюдении живого объекта, исчезает из глаз. Иногда, напротив, семенное тельце остается в ямке на продолжительное время, причем оплодотворения не происходит. Чтобы проследить дальнейшую судьбу внедрившегося спермия, оплодотворенные яйца я обрабатывал полпроцентной осмиевой кислотой и окрашивал кармином Биля, разбавленным глицерином. Таким путем можно отчетливо видеть семенное тельце, превратившееся в так называемое безжгутиковое семенное ядро. Часто последнее лежит сбоку от ядра (табл. III, рис. 24, 25), тогда как в других случаях — под ядром (рис. 25). При этом можно было наблюдать постепенное увеличение размеров семенного ядра, после чего последнее весьма тесно соприкасается с ядром яйца.

На некоторых яйцах семенное ядро казалось менее резко очерченным (табл. III, рис. 27). Сливается ли в конечном счете семенное ядро с ядром яйца, как это утверждают О. Гертвиг, Фоль и другие, или же оно самостоятельно проделывает дальнейший метаморфоз, как свидетельствует Э. ван Бенеден, я не мог решить ввиду неясности картин.[140] В последовательности стадий я ориентировался по состоянию эктоплазматической ямки, которая постепенно выравнивается. Что при этом важную роль играют активные движения протоплазмы, доказывается

образованием нежных амебоидных выростов, которые сохраняются в течение некоторого времени и после выравнивания ямки (табл. III, рис. 24—28).

Нередко я находил на дне сосудов неоплодотворенные яйца Mitrocoma, в которых семенные ядра лежали далеко от яйцевого ядра (рис. 28) и, повидимому, не могли поэтому осуществить своего оплодотворяющего действия. На таких яйцах, так же как и на яйцах с удавшимся оплодотворением, я, подобно О. Гертвигу, не мог обнаружить образования лучистых фигур.

Если мои описания процесса оплодотворения в целом совпадают с господствующим, впервые О. Гертвигом установленным учением, то в некоторых пунктах, касающихся специально Mitrocoma Annae, они отличаются от данных Гертвига. Так, О. Гертвиг предполагает (указ. соч., стр. 183), что ямка на периферии образуется лишь у таких яиц, которые долгое время остаются в морской воде неоплодотворенными. Это недоразумение разъясняется без труда, если мы припомним, что О. Гертвиг процесс внедрения не наблюдал; он описывает лишь такую стадию оплодотворения, когда семенное ядро почковидно охватывает ядро яйца, т. е. стадию, соответствующую нашему рис. 26 и на которой ямка уже выравнивается. Поэтому он мог видеть ямку лишь на неоплодотворенных яйцах, которые ее сохраняют длительное время.

Исследованные мною оставшиеся неоплодотворенными яйца или вовсе не имели семенного ядра, или же оно находилось на значительном расстоянии от яйцевого ядра. Полиспермию я не мог наблюдать ни в одном случае, что, возможно, объясняется особенностью организации яйцевой клетки.

Выдвинутая за последнее время О. Гертвигом* и некоторыми другими исследователями точка зрения, что ядро яйцеклетки и ядро сперматозоида соответствуют теоретически установленной Нэгели идиоплазме, в наблюдениях над медузами не находит

* Das Problem der Befruchtung, Jen. Zeitschr., т. XVIII, 1883, стр. 286 и сл.

подтверждения. Согласно основному принципу Нэгели, у мужского и женского пола идиоплазма должна быть количественно одинакова. Но до тех пор пока мы можем проследить оба образования в яйце Mitrocoma, они сильно отличаются своей величиной, что согласуется с соответствующими наблюдениями О. Гертвига. Когда последний это возражение пытается отклонить путем допущения, «что, несмотря на размеры, мы можем принять эквивалентность плотного активного компонента» (указ. соч., стр. 287), то легко видеть, что согласно этому взгляду не все ядро яйца, но только некоторая часть его соответствует идиоплазме. Если плотные части яйцевого ядра продолжают считать за «активные», то необходимо заметить, что этот взгляд ни на что не опирается и a priori мало приемлем, потому что в содержимом яйца более плотная дейтоплазма менее активна, чем менее плотная протоплазма. Кроме того, у Mitrocoma различие в консистенции яйцевого и семенного ядер далеко не столь значительно, как различие в размерах обеих частей.

Если мы при этом еще вспомним, как сильно у близкородственных животных семенные клетки отличаются по строению и величине (исключительно большие семенные клетки Cunina, Amphiura, Cypris и т. д.) и как сложно строение многих из них, то нельзя будет отказаться от мысли, что лишь одна часть головки спермия состоит из идиоплазмы. Если бы мы стали, в согласии с ван Бенеденом, видеть последнюю только в хроматине, то такая точка зрения оказалась бы весьма слабо обоснованной. Сказанным я хочу лишь подчеркнуть, что как ни значительны новые достижения по вопросам оплодотворения, тем не менее они еще далеко недостаточны, чтобы проблемы природы наследования и оплодотворения считать созревшими для решения.[141]



Вторая глава

ТРИ ПЕРВЫЕ СТАДИИ ДРОБЛЕНИЯ

Изменчивость первого дробления.— Кольцевая и режущая борозды.— Второе меридиональное дробление.— Центропетальные и центробежные борозды.— Третье дробление

Уже давно известно, что яйца медуз пртерпевают полное дробление, которое протекает с большей или меньшей правильностью и дает в результате полый пузырь — бластулу или плотную морулу.

Предыдущие исследователи довольствовались указанием, что яйцо делится на два, четыре и т. д. одинаковых шара дробления, которые образуют зародыш, дающий в результате так называемую планулу. При наличии в эмбриологии медуз большого количества еще не разрешенных больших вопросов изучение дробления отодвигалось на задний план или игнорировалось вовсе. Лишь в последнее время, после того как в общем ходе развития медуз достигнута известная общая ориентация, признано большое значение процесса дробления, и он подвергнут более тщательному исследованию. В этой связи следует указать работы Фоля и Клауса. Последний* проследил общий ход дробления у некоторых Acraspeda (Aurelia, Chrysaora) и у Aequorea Forskalii и вместе с тем констатировал, что у этой краспедотной медузы процесс идет не так равномерно,

* Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen, 1883, стр. 1—5, 84, 85.

как у Acraspeda. Ядро яйцевой клетки, как мы видели выше, остается у периферии яйца, где оно встречается с ядром спермия. И после оплодотворения оба связанных друг с другом ядра сохраняют свое положение вблизи того полюса, где образовались направительные клетки и который обычно обозначается как анимальный полюс. Здесь образуется экваториально расположенное ядерное веретено, которое, как обычно, состоит из ахроматиновых нитей и хроматинового вещества. На обоих полюсах оно сопровождается звездообразными лучистыми фигурами (табл. II, рис. 4). После того как оба новых ядра уже заложены, но еще связаны друг с другом ахроматиновыми нитями, на эктоплазме яйца начинается образование первой борозды. В то время как большинство исследователей утверждает, что первая борозда дробления является меридиональной, что, начинаясь от верхнего полюса, она делит яйцо на левую и правую половины, Геккель* в противоположность этому считает, что борозда разделяет яйцо на анимальную и вегетативную клетки, следовательно, что она является экваториальной, как у некоторых моллюсков. Правильным является первое из рассмотренных двух мнений, так что можно установить как общее правило, что у всех изученных медуз первая борозда является меридиональной; при обычном направлении она может быть обозначена как *сагиттальная*. У всех изученных мною видов борозда начинается на верхнем полюсе яйца,[142] что, вероятно, объясняется соседством ядерного веретена; единственное исключение составляет Aeginopsis mediterranea, у которой с самого начала образуется кольцевая борозда, проходящая одновременно и на совершенно одинаковой глубине на обоих полюсах по сагиттальному меридиану яйца (табл. IX, рис. 2), что напоминает сходные отношения у очень многих животных (например, иглокожих). К Aeginopsis примыкают другие гипогенетические формы, как Polyxenia leucostyla, Aglaura hemistoma, Liriope mucronata, у которых первая борозда хотя и

* Metagenesis u. Hypogenesis von Aurelia aurita, Jena, 1881, стр. 10.

начинается на верхнем полюсе яйца, но вскоре становится кольцевой и появляется и на нижнем полюсе яйца; здесь она менее глубока (табл. VII, рис. 3; табл. VII, рис. 3, 4). У других медуз, у которых я более или менее полно изучил дробление (Rathkea fasciculata, Clytia flavidula, Mitrocoma Annae, Nausithoë marginata), первая борозда берет начало на анимальном полюсе и распространяется на яйцо, разрезая его на две половины, причем постепенно достигает нижнего полюса. Когда борозда уже разрезала большую часть яйца, образующиеся бластомеры оказываются связанными нижним мостиком (табл. X, рис. 4), утончающимся в конце концов до состояния тонкой эктоплазматической нити (табл. X, рис. 5), которая затем совершенно растягивается. Этот процесс связан, повидимому, с активным движением протоплазмы, которое можно прямо наблюдать на нижних частях бластомеров (табл. I, рис. 19).

Таким образом, можно установить правило, согласно которому у гипогенетических медуз первая борозда является кольцевой, так что образующиеся бластомеры дольше всего остаются в связи друг с другом своими центральными частями (табл. VIII, рис. 5, 6), тогда как у метагенетических медуз (как у Craspedota, так и у Acraspeda) эта борозда является режущей, причем обе половины в течение некоторого времени остаются в связи через мостик, находящийся на вегетативном полюсе. Что эти оба способа не резко противостоят друг другу, доказывают такие формы, у которых борозда начинается сверху и лишь несколько позже становится кольцевой.

Время начала первого дробления также подвержено некоторым колебаниям. Так, образование первой борозды начинается у Aglaura hemistoma меньше чем через час после откладки яиц; у Rathkea fasciculata, Clytia flavidula, Mitrocoma Annae, Liriope mucronata, Polyxenia leucostyla — от часа до полутора часов, у Aeginopsis mediterranea — через 3 часа, у Oceania armata — еще несколько позже; позже всего наблюдается начало образования борозды у Nausithoë marginata,

у которой оно начинается почти через 4 часа после откладки яиц. Из этих фактов с несомненностью вытекает, что дробление начинается тем позже, чем крупнее яйцо. Это правило имеет известное ограничение, так как яйца Nausithoë, которые приступают к дроблению позднее других, меньше яиц Oceania armata, у которых этот процесс начинается немного раньше. Кроме того, не следует определять время очень строго, так как существуют индивидуальные колебания.

После того как яйцо разделилось на 2 совершенно равных бластомера, в которых даже при наблюдении живых объектов видны покоящиеся пузыревидные ядра, обе клетки вступают в более тесное соприкосновение друг с другом путем увеличения поверхности контакта. Эти отношения хорошо выражены у гипогенетических медуз с кольцевидной сагиттальной бороздой (табл. VIII, рис. 6—8), тогда как у метагенетических форм они более или менее выпадают, так как у них вследствие режущего распространения борозды оба бластомера не так далеко отходят друг от друга. Если мы примем, что кольцевая борозда представляет собой более примитивную форму, чем режущая, то основание для происхождения последней можно видеть как раз в достигаемом таким путем сокращении развития.

Вторая борозда проходит тоже меридионально, в плоскости под прямым углом к первой; мы будем называть ее *фронтальной*. Столь отчетливо выраженную кольцевую борозду, как сагиттальная борозда при первом делении у Aeginopsis, при втором делении не наблюдалась ни у одной из изученных мною медуз. У Aeginidae, как, например, у Liriope (табл. IX, рис. 3, 4; табл. V, рис. 3, 4), кольцевое расположение второй борозды еще отчетливо выражено, но она гораздо глубже на наружной стороне обоих бластомеров, чем на их внутренней поверхности. У Polyxenia leucostyla фронтальная борозда уже отчетливо полукольцевая (табл. VIII, рис. 9—11), причем она, начинаясь на наружной поверхности, разрезает бластомеры вплоть до плоскости их соприкосновения. При быстром росте борозды у ее краев образуются многочисленные складки

эктоплазмы, которые у некоторых форм (например, Geryonia, Liriope) видны на различных стадиях дробления. Хотя у остальных изученных мною медуз фронтальная борозда всегда является режущей, тем не менее далеко не у всех она образуется одинаково. У Tiara pileata (табл. I, рис. 3) она начинается на наружной поверхности бластомеров, которые внутренними гладкими поверхностями соприкасаются по всей своей длине; такие борозды мы будем называть *центропетальными*. У Rathkea fasciculata (табл. I, рис. 20, 21), Oceania armata (табл. I, рис. 33), Clytia flavidula (табл. II, рис. 6), Mitrocoma Annae, Laodice cruciata и Nausithoë marginata (табл. X, рис. 6) фронтальная борозда появляется сначала внутри, у поверхности соприкосновения бластомеров, причем она носит еще более резко выраженный режущий характер, так как очень постепенно распространяется через всю толщу бластомера. Такие борозды могут быть названы *центробежными*. Различие между обеими формами настолько бросается в глаза, что часто при отборе дробящихся яиц из сосуда, в котором было несколько видов медуз, оказывает хорошие услуги. Я должен заметить, что форма дробления как при первых двух делениях, так и на более поздних стадиях, постоянна для разных видов и не подвергается значительным индивидуальным колебаниям. Что она не обусловлена положением ядерного веретена, вытекает из таких примеров, как Polyxenia leucostyla, у которой, несмотря на то, что веретено лежит ближе к внутренней поверхности бластомеров, борозда берет начало на их наружной поверхности. Другие доказательства я приведу при рассмотрении более поздних стадий дробления.

Рассмотрение фронтального дробления дает нам новое доказательство взгляда, что режущие борозды произошли от кольцевых, которые представляют собой исходный тип. Из него выводятся как центропетальные, так и центробежные борозды, так как первые не могут непосредственно перейти во вторые.

Во время дробления бластомеры удерживаются вместе путем непосредственного контакта, причем иногда образуются

своеобразные крестообразные связи, как это видно на рис. 20 и 21 (табл. I). В общем можно заметить, что чем глубже борозда разделяет два дочерних бластомера, тем теснее соединяются соседние, так сказать, внучатные бластомеры. Таким путем возникает в четырехклеточной стадии две пары бластомеров (табл. VIII, рис. 10—12, $a + b$ и $a' + b'$), которые попарно и перемещаются (сравнить табл. I, рис. 5, 22), причем одна пара нередко поворачивается под прямым углом по отношению к другой паре. Так как у большинства медуз яйца не имеют оболочек, то ясно, что связь между бластомерами имеет большое значение для целостности эмбриона. При таких отношениях замена кольцевой формы борозды дробления на режущую дает значительное преимущество, так как при этой форме бластомеры далеко не отходят друг от друга. Как велико значение клеточной целостности для сохранения вида, показывает пример Oceania armata, у которой царит настоящая анархия бластомеров. Как только яйцо разделится на два шара дробления, последние начинают друг от друга отдаляться, сохраняя контакт лишь в одной точке. В этом состоянии они делятся еще один раз (табл. I, рис. 33), причем образующиеся бластомеры совсем слабо связаны друг с другом. При таких соотношениях, которые, как мы увидим, сохраняются на более поздних стадиях, часто случается, что бластомеры совершенно отделяются, так что личинки не образуются вовсе. Вместо сформированных эмбрионов находим на дне сосуда изолированные бластомеры, которые вскоре погибают. У животных, яйца которых защищены оболочкой, бластомеры не должны быть столь тесно соединены друг с другом, и у них первичный кольцевой способ дробления фактически сохраняется и не приводит к неблагоприятным последствиям. Как вытекает из рисунков Фоля,* это же имеет место в отношении морских звезд и Sagitta, в чем я и сам многократно мог убедиться.

---

* Recherches sur la fécondation, 1879, табл. VI, рис. 8—10; табл. VII, рис. 6, 7; табл. X, рис. 12—15.

Я уже отмечал попутно, что бластомеры во время дробления значительно перемещаются. Очень отчетливо это перемещение происходит у Mitrocoma и Nausithoë, у которых оба первых бластомера сразу после начала фронтального дробления поворачиваются на 90°, так что они оказываются лежащими параллельно; обе вновь возникшие борозды, которые незадолго перед тем располагались напротив, оказываются лежащими рядом и открытыми наружу. Но еще до конца второго деления бластомеры возвращаются в их прежнее положение, для чего вновь проделывают поворот на 90°. После того как яйцо разделилось на 4 клетки, бластомеры описанным выше способом соединяются в две пары, причем проделывают новые движения. Последние ограничиваются во многих случаях небольшим смещением, причем бластомеры вступают друг с другом в прочную связь и образуют крестообразную фигуру, столь характерную для этой стадии развития медуз (табл. VIII, рис. 12, 13; табл. IX, рис. 5, 6; табл VII, рис. 5). В других случаях бластомеры поворачиваются под прямым углом (табл. I, рис. 5 и 22), а затем вновь возвращаются в исходное положение. Подобные движения, кажущиеся бесцельными, являются тем не менее константными и постоянно совершающимися. Возможно, что они имеют значение для молекулярных процессов при клеточном делении.

Из общего правила, что первые четыре бластомера у всех исследованных медуз одной величины, я нашел лишь одно исключение. У Polyxenia leucostyla, у которой отклонения в ходе дробления вообще очень значительны, некоторые экземпляры четырехклеточной стадии характеризуются неравной величиной бластомеров, так что к двум более крупным клеткам примыкает пара более мелких (табл. VIII, рис. 4).

После того как четыре бластомера образовали крестообразную фигуру, они приступают к третьему дроблению, которое у всех медуз является *экваториальным.* Способ, которым оно осуществляется у разных видов, различен и не всегда обязательно совпадает с предшествующим дроблением. Так, эквато-

риальная борозда у Rathkea fasciculata (табл. I, рис. 23 , 24) и Nausithoë marginata бывает ясно выраженной кольцевой, тогда как две первые борозды были строго центробежными. У Liriope, напротив, эта борозда является центропетальной. У большинства медуз третья борозда сохраняет прежний способ образования (табл. I, рис. 6, Tiara leucostyla; табл. II, рис. 8, Clytia flavidula).

Начиная с восьмиклеточной стадии наблюдаются значительные различия между разными медузами, причем некоторые из них обнаруживают более или менее резко выраженный неравномерный характер дробления. Еще Клаус отметил, что четыре верхних бластомера у Aequorea Forskalii несколько меньших размеров, чем нижние. Такое же различие в еще большей степени выражено у Nausithoë marginata (табл. X, рис. 7) и особенно у Aglaura hemistoma (табл. VII, рис. 6, 7). У Mitrocoma имеются небольшие различия в размерах верхних и нижних бластомеров.

Резко выражены индивидуальные уклоненения у Polyxenia leucostyla, у которой наряду с совершенно нормальными, равномерно дробящимися экземплярами находим такие, у которых четыре верхних бластомера значительно мельче нижних (табл. VIII, рис. 15—17).

После завершения экваториального дробления вновь происходит перемещение бластомеров на 45°, приводящее к их характерному расположению, изображенному на табл. I, рис. 7, 24; табл. III, рис. 29; табл. VIII, рис. 16; табл. IX, рис. 8. Бластомеры образуют две друг над другом лежащие крестообразные фигуры, которые не совпадают и лежат так, что при рассматривании сверху или снизу бластомеры нижнего ряда располагаются в промежутках между бластомерами верхнего ряда. В дальнейшем бластомеры прикладываются друг к другу более плотно, и описанное расположение их перестает быть ясно выраженным. И на этой стадии Oceania armata образует резкое исключение, так как ее одинаково крупные бластомеры лежат друг около друга совершенно беспорядочно.

Стадия восьми бластомеров интересна еще в том отношении, что у некоторых медуз на этой стадии впервые появляется полость дробления. Сильнее всего она выражена у медуз с ясным центробежным дроблением, как, например, у Clytia (табл. II, рис. 8, 9); у Liriope я нашел ее только намеченной (табл. V, рис. 9). Nausithoë обнаруживает на этой стадии довольно обширную полость дробления (табл. X, рис. 7), тогда как у других исследованных мною медуз она на этой стадии еще отсутствовала.

У гидроидных полипов три первых дробления обнаруживают большое сходство с соответствующими отношениями у медуз. Так, Клейненберг* нашел, что у гидры две первые борозды проходят меридионально, тогда как третья — экваториально. Сопровождающие деления движения протоплазмы яйца и первых бластомеров у гидры, согласно этому исследованию, выражены еще сильнее, чем у медуз. У изученных мною гидроидных полипов я видел, что первые восемь бластомеров образуются так же, как и у медуз. У Plumularia setacea Ell. три первые борозды проходят совершенно правильно и дают начало восьми почти или совершенно равным бластомерам, которые расположены так же закономерно, как у медуз; Campanularia caliculata Hinks отличается значительно меньшими размерами четырех верхних шаров дробления, так что третье деление протекает здесь так же неравномерно, как, например, у Nausithoë. У Campanularia angulata Hinks первые восемь бластомеров не обнаруживают таких существенных различий в размерах, но зато они далеко не столь правильно расположены. Вообще многие гидроидные полипы отличаются от медуз беспорядочным расположением бластомеров — обстоятельство, значение которого для дальнейшего хода развития очевидно. Так, у Eudendrium я не мог установить направление дробления, потому что в расположении бластомеров не обнаруживалось никакой правильности. Такое закономерное нерав-

* Hydra, Leipzig, 1872, стр. 49, 50, табл. IV.

номерное дробление, какое Чиамичиан* описал у Tubularia mesembryanthemum, я не мог вовсе обнаружить ни у этого, ни у других видов гидроидных полипов.

Так как для сравнительного изучения привлекался целый ряд медуз и гидроидных полипов, т. е. объектов, развивающихся при различных внешних условиях, становится возможным в некоторой степени определить степень самодифференцировки в смысле В. Ру.** Мы видим, что эти яйца, развиваются ли они свободно в морской воде или защищены гонофорами, акроцистами, слизистыми оболочками или твердыми оболочками, проходят тем не менее три первые борозды дробления морфологически сходно, отличаясь только относительно второстепенными особенностями.

Еще меньшее влияние оказывают такие внешние факторы, как свет и тепло. Мы видим, что яйца медуз, дробящиеся вечерами (Aeginopsis, Octorchis Gegenbauri, Clytia viridicans) совершенно так же проделывают этот процесс, как яйца, дробящиеся днем (Mitrocoma Annae, Clytia flavidula etc.). Различие в развитии яиц медуз при разных температурах заключается не более как в различии сроков, необходимых для прохождения тех или иных стадий.

Если мы обратимся к усиленно обсуждаемому за последнее время вопросу о влиянии силы тяжести на направление борозды дробления, то мы должны сразу заявить, что наши наблюдения в этом направлении ставят нас на сторону тех исследователей, которые отрицают прямое влияние силы тяжести. Так же, как О. Гертвиг*** на морских ежах, я мог наблюдать на различных мелких яйцах медуз, что первые борозды дробления

* Ueber d. fein. Bau u. Entwicklung v. Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 335.

** Beiträge z. Entwicklungsmechanik d. Embryo. Zeitschr. f. Biol., т. XXI, 1885, стр. 423.

*** Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Jen. Zeitschr., т. XVIII, 1885, стр. 180 и сл. Ср. также работы Борна и В. Ру.

проходят необязательно вертикально, но могут осуществляться в любых направлениях.

Когда мы называем две первые борозды дробления вертикальными, то это происходит не потому, что они фактически проходят вертикально, а потому, что они являются вертикальными в отношении принятой топографии яйца, так как мы принимаем, что точка, где выделяются направительные клетки и внедряется спермий, отвечает верхнему полюсу.

Объектом, который, по-моему, особенно отчетливо показывает независимость первого дробления от влияния сил тяжести, является колониальная коловратка Lacinularia socialis, овальные яйца которой располагаются в направлении различных радиусов шаровидной колонии.

Некоторые из них окажутся лежащими строго вертикально, другие — под всеми возможными углами к вертикальной плоскости. Дробление различно расположенных яиц колонии должно было бы протекать по-разному, если бы оно определялось силой тяжести. На самом деле это не имеет места. Во всех яйцах первые стадии дробления протекают характерным для коловраток способом, так, что косо идущая борозда дробления отделяет небольшой сегмент.

Если мы, с одной стороны, убеждаемся, что известные факторы среды не оказывают значительного влияния на первые стадии эмбрионального процесса, то мы видим также, что те различия, которые обнаруживаются при исследовании разных форм, не объясняются действием каких-либо внешних условий. Так, центропетальную и центробежную формы дробления мы не можем свести к каким-либо внешним влияниям и должны их рассматривать как особенности самодифференцировки. Если во многих случаях существует совпадение формы дробления с положением ядерного веретена (табл. II, рис. 6—8), то известны случаи, когда такого совпадения не наблюдается; так, например, я нашел центропетальное дробление при почти или полностью центральном положении ядерного веретена (табл. III, рис. 31; табл. VIII, рис. 14).

Выясняется, что общий ход первых стадий дробления у разных представителей медуз и гидроидных полипов, несмотря на различные вариации и разнообразие условий развития, совпадает и что, следовательно, эти процессы коренятся очень глубоко в организации яиц этих форм. Кажется удивительным, что соответствующие формы дробления перешли и к высшим животным. Несмотря на разнообразнейшие отклонения, у многих животных форм, до голобластических яиц позвоночных включительно, можно проследить характерный для медуз тип трех первых борозд дробления. Он господствует среди иглокожих, что я могу утверждать в согласии с Зеленка. Он имеет место среди различных червей, и не только у форм с равномерным дроблением, как у немертин (Lineus obscurus, по Баруа), мшанок (Репяхов) или у таких, где неравенство бластомеров незначительно, как Eupomatus uncinatus, по Драше и Гатчеку, но и у представителей с типичным неравномерным дроблением, как, например, у морских планарий или некоторых пиявок. С двумя последними в отношении первых стадий дробления совпадают многие моллюски, как это следует из данных Фоля о Pteropoda и Heteropoda, Бобрецкого о Fusus, Рабля о Planorbis и т. п. Если в некоторых случаях (например, у Nassa, по Бобрецкому) яйцо делится сначала пополам путем экваториальной борозды, после чего меньшая верхняя клетка расщепляется в длину, то при этом первую борозду можно считать за собственно третью, появившуюся путем преждевременной дифференцировки раньше первых двух. Другая часто наблюдаемая у моллюсков и основанная на приспособлении особенность заключается в неодинаковых размерах двух первых бластомеров, что приводит к ранней дифференцировке билатеральной симметрии.[143]

Среди позвоночных дробления у ланцетника и лягушки могут быть приведены как классические примеры типичного дробления, которое вместе с тем может рассматриваться как исходное для Metazoa.



Третья глава

ПОЗДНИЕ СТАДИИ ДРОБЛЕНИЯ И ОБРАЗОВАНИЕ ЭНТОДЕРМЫ

Четвертое дробление.— Стадия бластулы и образование энтодермы у Tubulariidae и Campanulariidae. Ранняя дифференцировка у Laodice.— Образование энтодермы у Geryonidae и Aglauridae.— Образование энтодермы у Aeginidae.— Вариации этого процесса у Polyxenia leucostyla.— Гаструляция у Acraspeda.— Образование энтодермы у гидроидных полипов.— Типы и подтипы образования энтодермы у разных медуз

Четвертое дробление, так же как и предыдущие, осуществляется у всех исследованных медуз путем продольного деления бластомеров, но обнаруживает большее разнообразие. В большинстве случаев деление всех восьми бластомеров происходит более или менее одновременно, но редко бывает столь простым и правильным, как Клаус описывает для Aequorea Forskalii. У Liriope mucronata Geg. мы видим (табл. V, рис. 10) две перекрещивающиеся под прямым углом плоскости дробления, так что здесь четвертое дробление также является меридиональным. У Nausithoë marginata Köll., у которой 4 более мелких бластомера начинают делиться несколько раньше, чем более крупные, это же направление дробления уже несколько нарушается (табл. X, рис. 8). В большинстве же случаев борозды дробления проходят частью меридионально, частью экваториально, частью в направлениях, лежащих между этими плоскостями (табл. II, рис. 9; табл. III, рис. 30, 31).

Ядерные веретена, положение которых хорошо ориентирует в вопросе о направлении дробления, лежат тангентально и находятся на периферии, или, у некоторых видов, близко к центру бластомеров; они направлены параллельно продольной или поперечной оси яйца, но располагаются радиально.

У некоторых медуз, как, например, у Clytia flavidulum, у которых центробежный способ дробления сохраняется и при четвертом дроблении, полость дробления (Furchungshöhle) оказывается довольно большой (табл. II, рис. 9), тогда как при центропетальном дроблении, являющемся гораздо более частым, полость дробления очень незначительна по размеру. У Mitrocoma Annae Häck. я наблюдал при образовании сегментационной полости выраженные амебоидные движения прилежащих частей клеток (табл. III, рис. 30).

Полость дробления у Tiara leucostyla на восьмиклеточной стадии столь мала, что перед четвертым дроблением, когда бластомеры более тесно примыкают друг к другу, она на короткий срок совершенно исчезает, чтобы после деления появиться вновь. У Aglaura hemistoma, Rhopalonema velatum и изученных мною Aeginidae (Aeginopsis mediterranea и Polyxenia leucostyla) сегментационная полость совсем не образуется. У первой из упомянутых форм четвертое дробление путем разделения четырех крупных бластомеров экваториальной бороздой на 8 неравновеликих клеток (табл. VII, рис. 8), из которых меньшие образуют средний ряд, приводит к образованию двенадцатиклеточной стадии. Вскоре происходит перемещение, так что четыре средних бластомера ложатся в просветы между четырьмя крестообразно расположенными мелкими бластомерами третьего дробления (табл. VII, рис. 9); это перемещение осуществляется упомянутыми мелкими бластомерами. Вскоре процесс дробления Aglaura теряет свою первоначальную правильность (табл. VII, рис. 10) и трудно поддается точному описанию. У Aeginopsis mediterranea 8 бластомеров делятся обычно одновременно, но в различных направлениях (табл. IX, рис. 10). Возникает 16 клеток, не отличающихся существенно

по размерам, но различающихся заметными структурными особенностями. По наружной периферии бластомеров отделяется резко ограниченный слой эктоплазмы, особенно выделяющийся при обработке осмиевой кислотой (табл. IX, рис. 11—14); имеющиеся в ней зернышки очень малы и располагаются закономерно в радиальном направлении. На границе между экто- и эндоплазмой имеется слой ясно выраженных мелких зернышек, которые в эндоплазме распылены или расположены вокруг ядра. При более внимательном рассмотрении шестнадцатиклеточного зародыша оказывается, что эктоплазма имеет в разных бластомерах различное развитие; у тех из них, которые располагаются преимущественно на поверхности, эктоплазматический слой значительно более развит, чем у тех, которые сдвинуты дальше в глубину (табл. IX, рис. 12). Эти отношения у некоторых зародышей особенно резко выражены, так что наряду с клетками с большой эктоплазматической покрышкой (табл. IX, рис. 14) встречаются клетки, большей своей частью состоящие из эндоплазмы (табл. IX, рис. 14,*b*).

У Polyxenia leucostyla при наличии различий, которые обнаруживают ранние стадии дробления, не удивительно, что и шестнадцатиклеточные стадии варьируют. В тех случаях, когда они возникают путем одновременного деления от восьми одинаковых или почти одинаковых бластомеров, шестнадцать клеток если и оказываются не совсем равной величины, то различаются между собой лишь в небольшой степени, сходно с тем, как это наблюдается у многих других животных (табл. VIII, рис. 18—22). Если при этом и не наблюдается дифференцировки протоплазмы, как у Aeginopsis, тем не менее мы находим, что некоторые бластомеры располагаются в большей степени на поверхности (например, рис. 21, *g*, *e*), а другие — в глубине (рис. 21, *a*, *b*). Нередко такие бластомеры занимают центральное положение (рис. 26,*a*), что имеет большое значение для последующего хода развития.

Когда дробление протекает более неравномерно, т. е. когда верхние бластомеры значительно меньше четырех нижних,

то первые делятся несколько раньше (табл. VIII, рис. 18); нижние же через некоторое время их нагоняют.

Хотя у рассмотренных выше медуз различные отклонения в ходе четвертого дробления и имеют место, то все же у всех них можно найти известную закономерность. Совершенно особняком в этом отношении стоит Oceania armata, так как у этой медузы едва соединенные друг с другом бластомеры расположены совершенно без всякого порядка. Благодаря тому, что бластомеры делятся не все одновременно, они обнаруживают значительные различия в размерах уже на стадии, приблизительно соответствующей четвертому дроблению (табл. I, рис. 35).

Как мы видели, шестнадцатиклеточный зародыш обнаруживает у разных медуз значительные различия как в образовании полости дробления, так и в относительной величине, положении и даже структуре бластомеров. Так как эти различия с дальнейшим ходом развития значительно увеличиваются, я считаю удобнее последующие стадии описывать не сравнительно, как до сих пор, а по систематическим группам, причем я начну с Oceanidae.

У Tiara leucostyla и Rathkea fasciculata дробление продолжается закономерно дальше, хотя не все деления протекают так синхронично, как раньше. Способ образования борозд остается постоянным — центропетальным (табл. I, рис. 10, 26, 27). Бластомеры образуют сплошной слой, который окружает увеличившуюся полость дробления (табл. I, рис. 11, 28, 29); зародыш превращается, таким образом, в характерную бластулу. Последняя удлиняется в овального эмбриона, клетки которого приобретают жгутики. Через 12 часов после откладки яиц бластула Rathkea fasciculata оказывается удлиненной, длина ее в два раза превосходит ширину, она имеет форму пузыря, полость дробления достигает максимальной величины. После образования жгутиков эмбрион начинает медленно двигаться, причем он еще больше удлиняется, в то время как полость дробления уменьшается. Таким путем возникает активно

плавающая личинка, у которой направленная вперед часть тела оказывается шире противоположной (табл. I, рис. 12). Вскоре после этого начинается образование энтодермы. Этот процесс удается лучше наблюдать у прозрачных Tiara, чем у черносерых (в проходящем свете) личинок Rathkea; однако обе эти формы не представляют собой благоприятного объекта для подобного исследования. И у Tiara личинки следует обработать реактивами, чтобы сделать выводы о главнейших явлениях. На самых ранних стадиях образования энтодермы в полости дробления появляются очень немногие (одна пара) клетки; они локализуются в заднем узком отделе полости (табл. I, рис. 13). Их число постепенно увеличивается, причем, однако, внутренняя граница бластодермального слоя всегда выступает более или менее отчетливо (табл. I, рис. 14). Таким путем возникает неправильной формы рыхлая кучка клеток, которая сзади наперед постепенно заполняет полость дробления. Хотя на соответствующим образом обработанных личинках отчетливо видны ядра и можно притти к убеждению, что они большей частью находятся в покоящемся состоянии, тем не менее элементы слишком малы, чтобы на них можно было проследить детали образования эктодермы. Вся картина определенно указывает на то, что при этом на заднем полюсе происходит внедрение (Einwanderung) отдельных клеток бластодермы в полость дробления. Согласно Гаману,* который этот же вид наблюдал на Гельголанде, образование энтодермы происходит по-другому. Клетки заднего конца бластулы, согласно его утверждению, не переселяются сами, но сначала делятся, после чего дочерние клетки внедряются в полость дробления. Хотя Гаман утверждает, что после соответствующей фиксации эмбрионов можно видеть клеточные деления элементов бластодермы, тем не менее его собственные рисунки противоречат этому утверждению, так как на них находим только покоящиеся ядра. Так

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVIII, 1883, стр. 427, табл. XXIII, рис. 20.

как в настоящее время о процессах клеточного и ядерного деления мы знаем гораздо больше, чем раньше, следует говорить о них лишь в тех случаях, когда они действительно видны. Непрозрачные личинки Rathkea еще менее пригодны для изучения тонких процессов образования энтодермы; в общем процесс, насколько удается проследить, идет таким образом, что можно установить его сходство с таковым у Tiara.

У Rathkea также видно скопление клеток в задней части личинки, отграниченное резкой линией от эктодермы (табл. I, рис. 31) и постепенно выполняющее всю полость дробления. На одном окрашенном борным кармином и заключенном в бальзам препарате (с которого я не изготовил рисунка) я мог даже видеть на заднем конце личинки делящуюся эктодермальную клетку, причем направление ядерного веретена ясно показывало, что имеет место обычное продольное деление.

Отклонение в эмбриональном развитии Oceania armata прекращается еще нескоро. Продолжается чрезвычайно не правильное дробление, приводящее к образованию бесформенных скоплений клеток (табл. I, рис. 36), внутри которых просвечивает полость дробления. Часто такие эмбрионы принимают совершенно необычную форму (табл. I, рис. 37), причиной чего частично является их размножение путем деления. Этот процесс я наблюдал на многих изолированных бластулах, так что не сомневаюсь в его существовании. Хотя этот процесс у Craspedota еще не был найден и я не могу указать ему аналога в моих исследованиях, тем не менее он не является совершенно изолированным в эмбриологии медуз, так как более 30 лет назад Бушем было установлено, что плавающие личинки Chrysaora размножаются путем почкования. Не все бластулы Oceania делятся, в результате чего многие из них дают личинок гораздо бо́льших размеров, чем другие. Форма эмбрионов становится постепенно более правильной, более или менее овальной (рис. 38), после чего они заметно втягиваются и в конце концов становятся обычными языкообразными планулами. Клетки покрываются жгутиками и

затем следует образование энтодермы, в отношении происхождения которой я ни на целых личинках, ни на срезах не мог получить удовлетворительного результата. То, что удалось видеть, говорит о том, что процесс в целом протекает так же, как у остальных Oceanidae.

Группа Campanulariidae (Leptomedusae, Häckel) гораздо более пригодна для исследования интересующих нас процессов не столько благодаря прозрачности эмбрионов у многих видов, сколько благодаря размерам и свойствам клеточных элементов. Как мы видели выше, шестнадцатиклеточный зародыш представляет собой молодую бластулу. Дальнейшее дробление протекает у Clytia центробежно, у Mitrocoma, напротив, центропетально; при первом способе полость дробления развивается быстрее и характеризуется гораздо большим объемом, чем при втором. Удивительно, что сразу после деления клетки зародыша отходят далеко от своих сестринских клеток, тесно соприкасаясь, напротив, со своими более отдаленными родственниками; при этом возникают своеобразные комбинации, как, например, изображенные на рис. 10 (табл. II) для Clytia flavidulum. Переход к 32 и 64 бластомерам происходит у этого вида таким же путем, как на предыдущих стадиях деления (табл. II, рис. 11).

Все ядра делятся примерно одновременно, причем ядерные веретена располагаются тангентально, но в разных направлениях. Во время пятого дробления они находятся еще близко к внутренней поверхности бластомеров; при следующем делении (на 64 клетки) они постепенно перемещаются к центру; это положение ядра сохраняют дефинитивно на более поздних стадиях. После шестого дробления дальнейшие деления не совершаются столь синхронично во всех клетках бластулы, так что ранее существовавшая правильность постепенно нарушается. Получаются бластулы с обширной полостью дробления и однослойной бластодермой, среди которой ряд клеток делится (табл. II, рис. 12). Существует значительное несоответствие между толщиной стенки пузыря и размерами зародыша, вследствие чего

форма последнего обычно является неправильно шаровидной с неглубокими вмятинами; вскоре, однако, зародыш становится правильно шаровидным, после чего несколько вытягивается в длину и делается овальным. Клетки становятся все многочисленнее и более тесно соединяются друг с другом, причем они принимают почти цилиндрическую форму; ядра вновь приближаются к периферии, но на этот раз к наружной поверхности клеток бластулы. Делящиеся клетки наблюдаются все реже (табл. II, рис. 13, *a*); они характеризуются ясно выраженными особенностями: укорачиваются, округляются и несколько выдаются наружу над поверхностью эмбриона. При обработке осмиевой кислотой, окраске кармином Биля и заключении в глицерин делящиеся ядра отличаются прозрачностью и неправильными контурами, в то время как покоящиеся ядра сохраняют округлую форму, имеют ядрышко и окрашиваются в розовый цвет (табл. II, рис. 14). Этот способ обработки при исследовании процесса деления ядер, поскольку последние остаются неокрашенными, недостаточен; однако для эмбриологических целей, когда речь идет лишь о констатировании наличия деления и его направления, он вполне хорош.

Овальный эмбрион развивает вскоре длинные жгуты и начинает медленно плавать. У Octorchis Gegenbauri Häck. соответствующие стадии обнаруживают в целом большое сходство с Clytia. У Mitrocoma Annae Häck. бластулы значительно мельче, чем у Clytia, причем полость дробления сравнительно мало развита, в то время как бластодермальная стенка, напротив, очень толста (табл. III, рис. 33; табл. IV, рис. 1). На этой стадии я довольно часто наблюдал тесное соединение бластул по 2—3 штуки (табл. IV, рис. 3), приводящее к их полному слиянию. Сначала эти явления я принимал за аномалии и старался поэтому изолировать отдельные бластулы; вскоре, однако, я убедился, что слившиеся эмбрионы развивались дальше и давали особые, описанные ниже, гипертрофические личинки.[144] Обычно, однако, бластулы сохраняли свою индивидуальность и превращались (приблизительно через 12 часов после откладки

яиц) в овальных удлиненных личинок с толстыми стенками и относительно слабо развитой полостью дробления (табл. IV, рис. 2).

Клаус* описал в стенке бластулы Aequorea, а Мережковский** у Obelia мелкие поры между клетками бластодермы, которые соединяют полость дробления с наружной средой. Такие образования нашел и я у многих наблюдавшихся мною личинок медуз. Хотя я очень хотел подтвердить данные Мережковского о том, что эти поры являются как бы маленькими ротовыми отверстиями для прохождения мельчайших частиц, тем не менее, несмотря на множество опытов, мне не удалось это наблюдать, и я предполагаю, что поры скорее являются результатом изменения формы клеток, особенно в начале деления.

Через 14—18 часов после откладки яиц у плавающих овальных личинок начинается образование энтодермы. Этот процесс лучше всего наблюдать у таких видов, которые откладывают яйца по вечерам и у которых, следовательно, образование энтодермы происходит на следующее утро. Хотя на живом материале основные вопросы разрешить не удается, тем не менее его необходимо исследовать для общей ориентировки. Я нашел, что Clytia viridicans и Octorchis Gegenbauri больше всего удовлетворяют требованиям. Личинки этих видов на разных стадиях образования энтодермы обрабатывались парами осмиевой кислоты, окрашивались затем разведенным кармином Биля и заключались в разбавленный глицерин. После изучения in toto объекты придавливались с целью более подробного исследования. Для изготовления срезов более пригодны личинки Clytia flavidulum благодаря их значительным размерам. Я буду рассматривать все три упомянутых вида вместе, так как у них у всех интересующий нас процесс протекает одинаково.

* Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen, стр. 85, рис. 124, *c*.

** Bull. de la Soc. zool. de France, т. VIII, 1883, стр. 27.

Первая подготовка к образованию энтодермы выражается в перемещении ядер в одной или нескольких клетках на утолщенном нижнем конце личинки-бластулы. Оно заключается в том, что ядро занимает более центральное положение в клетке (табл. II, рис. 15,*a*). После этого обращенная в сторону бластоцеля верхняя часть клетки утолщается, в то время как ее нижняя часть утончается (табл. II, рис. 21, 22,*a*); постепенно последняя превращается в нитевидный придаток, вдающийся между клетками бластодермы, причем сама клетка приобретает характерную форму со стебельком (табл. II, рис. 16, *a*, рис. 17; табл. III, рис. 11, *a*, 12, *a*, рис. 13). Клетка в течение некоторого времени еще сохраняет связь с эктодермой, но в конце концов отделяется и вскоре как самостоятельный клеточный элемент располагается на внутренней поверхности цилиндрических клеток. Часто при исследовании оптических разрезов кажется, что подобные клетки уже утеряли связь с наружной поверхностью; только изучение придавленных объектов убеждает нас в обратном; остается тонкая плазматическая нить (табл. III, рис. 18), которая ясно говорит о происхождении этих клеток. Целый ряд явлений указывает, таким образом, на то, что мы имеем дело с миграцией бластодермальной клетки, которую во всяком случае следует рассматривать как активный процесс. На отдельных клетках (например, табл. III, рис. 18) мы видим образование амебоидных протоплазматических выростов.

Миграция клеточных элементов протекает и дальше таким же способом, так что мы имеем стадии с двумя (табл. II, рис. 18; табл. III, рис. 10), тремя (табл. III, рис. 11) и т. д. клетками. Сначала переселяются лишь немногие клетки, вскоре число иммигрантов становится значительнее. Место, на котором начинается образование энтодермы, не строго фиксировано; первые мигрирующие клетки находятся на нижнем утолщенном полюсе личинки, но это далеко не те элементы, которые непосредственно занимают вегетативный полюс. Необходимо подчеркнуть, что, как правило, ядра иммигрантов находятся в покоящемся состоянии, их переселение не сопровождается

клеточным делением. Делящиеся клетки у личинок, у которых началось формирование энтодермы, располагаются преимущественно на верхней стенке или на боковых стенках бластодермы (табл. II, рис. 18; табл. III, рис. 15); реже делящиеся клетки находим на заднем конце личинки (табл. II, рис. 19, 20; табл. III, рис. 15), и тогда они делятся обычно в продольном направлении, так что дают начало двум обычным бластодермальным клеткам. Я тщательно искал клетки, которые бы делились в поперечном направлении, и мне удалось всего один раз действительно найти такую клетку (табл. II, рис. 20, *b*). При изучении придавленных препаратов приходится, разумеется, обращать внимание на то, чтобы делящуюся в продольном направлении клетку не принять, в связи с изменением ее положения, за поперечно делящуюся.

После того как произойдет отделение нескольких бластодермальных клеток, они образуют в полости дробления тесно прилегающую к задней стенке небольшую кучку, более или менее резко отграниченную от бластодермальных клеток, в зависимости от того, много или мало мигрирует в данный момент элементов бластодермы (табл. II, рис. 23; табл. III, рис. 10, 14, 15). Часто происходят паузы, когда миграция на некоторое время прекращается, и тогда образующаяся энтодерма бывает отделена очень резким контуром. В переселившихся клетках ядро остается, как правило, в покоящемся состоянии, так что деление молодых энтодермальных клеток представляет собою редкость (табл. IV, рис. 31, *a*). Образование энтодермы всегда происходит и поддерживается путем заползания клеток; образующиеся таким путем просветы заполняются делением клеток на разных местах поверхности.

У Mitrocoma Annae Häck. образование энтодермы идет совершенно таким же образом. У этой медузы полость дробления, как я указывал выше, значительно меньших размеров, так что нужно меньшее количество мигрировавших клеток, чтобы ее заполнить. Образование энтодермы происходит также на заднем конце личинки путем внедрения отдельных клеток бла-

стулы в полость дробления; при этом часто образуются своеобразные, снабженные длинными отростками клетки (табл. V, рис. 5 и 7), отчетливо показывающие происхождение энтодермы. Клеточные ядра ведут себя так же. Мигрирующие клетки обладают покоящимися ядрами и совсем не обнаруживают явлений размножения. Последнее имеет место в верхних частях личинки, не играющих непосредственной роли в образовании энтодермы (табл. IV, рис. 4, две округлые клетки наверху слева).

Процесс образования энтодермы у Obelia polystyla, Tima pellucida и Aequorea Forskalii, поскольку удалось его проследить, согласуется с описанными выше отношениями и во всех случаях сводится к переселению целых клеток заднего конца личинки.

Описанное Ковалевским* отделение жировых капелек от внутренней поверхности бластодермы не стоит ни в какой связи с образованием энтодермы, а представляет собой аномальный процесс, часто наблюдаемый у плохо содержащихся эмбрионов. Это отделение жировых капель происходит в значительно более ранний период, чем образование энтодермы. Последнее происходит лишь у овальных свободноплавающих личинок. Точно так же из высказывания Ковалевского о том, что «на дне стакана можно было постоянно находить икру в различных стадиях развития», нельзя сделать заключение, что патологические процессы не имели места, так как обычно, при нормальном развитии, все яйца находятся на одной или на совсем близких стадиях. Если эмбрионы содержатся в неблагоприятных условиях, то развитие их останавливается и часто в их полости дробления появляется детрит, не имеющий клеточной структуры и нередко прилежащий к внутренней стенке бластулы. Представления Клауса уже потому правильнее, что он описывает вполне нормальный процесс развития; только его данные недостаточно полны, так как не дают сведений о поведении отдельных клеток и их ядер (что, повидимому, обусловлено тем,

* Наблюдения над развитием Coelenterata, 1873, стр. 1, 2.

что Клаус исследовал только живые объекты). Тем не менее он сам рисует (указ. соч., табл. XVI, рис. 128, 129) на первых стадиях образования энтодермы лишь покоящиеся ядра, что противоречит его же данным об имеющих место при этом клеточных делениях; на его рисунках более поздних стадий (рис. 131, 132) мы не находим контуров клеток, участвующих в образовании энтодермы. Таким образом, признание полярного врастания должно быть ограничено, так как при этом имеет место переселение элементов бластодермы в полость дробления, которое часто совершается целыми рядами. Если мы учтем эту особенность, то убедимся, что резкого противоречия между представлениями Клауса и Мережковского на самом деле не существует. Последний утверждает, что одновременно мигрирует всегда лишь одна единственная или максимально две клетки, почему на всех его рисунках изображена резкая граница между экто- и энтодермой, тогда как у Клауса такая граница, как правило, отсутствует. На самом деле, как мы видели выше, число одномоментно мигрирующих клеток может быть очень различным. Если одна-две клетки отделяются от бластодермы, то граница остается ясно очерченной (сравнить табл. III, рис. 14 и 15), если же, напротив, много клеток мигрирует одновременно, тогда границу различить не удается. Само собою понятно, что обе крайности соединены всевозможными переходами.

Мережковский справедливо указывает, в согласии с моими краткими предварительными данными, что образование энтодермы у Obelia сводится к иммиграции. Хотя я вполне согласен с ним в отношении общего хода процесса, я не могу подтвердить его описание деталей. Я настаиваю на том, что выползание клеток не может быть установлено с достаточной точностью на живых личинках, а на этом основывается большинство данных Мережковского. Как ни прозрачны эти объекты, тем не менее отдельные клеточные границы настолько неясны, что на них нельзя получить отчетливых картин; можно видеть перемещение отдельных энтодермальных клеток (как, например, большая клетка на рис. 1—4 табл. V Мережковского), но такие

клетки с самого начала утеряли связи и должны рассматриваться как уже готовые энтодермальные клетки. Во-вторых, я считаю, что широкие клетки, которые Мережковский принимает за подготовившиеся к выползанию (табл. V, рис. 11), на самом деле находятся в состоянии деления. Как я показал выше, мигрирующие клетки сохраняют свою первоначальную высоту, тогда как подготовляющиеся к делению претерпевают значительное укорачивание (табл. II, рис. 19 и 20). Чтобы решить вопрос окончательно, следовало бы изучить состояние ядер, но так как Мережковский имел дело с живыми объектами, то это оказывается невозможным.

Не только у медуз Campanulariidae, но и у изученных мною Oceanidae процесс образования энтодермы протекает сходно; единственное достойное внимания исключение у целой серии метагенетических гидромедуз, которе я мог обнаружить, относится к Laodice cruciata. Первые стадии дробления (которые мною обсуждались в предыдущей главе), так же как и начало образования бластулы, не обнаруживают никаких отклонений. Только уже вполне сформированная сферическая бластула обнаруживает одну особенность, которая выражается в свойствах клеток вегетативного полюса. В то время как клетки бластодермы заполняются непрозрачными зернышками и в проходящем свете кажутся черноватыми (табл. IV, рис. 24, 25), несколько — обычно четыре — клеток нижнего полюса остаются совсем светлыми и прозрачными. Несколько раз я наблюдал между подобными мелкими клетками одну значительно более крупную (рис. 24), которая, однако, скоро делилась.

Таким образом, образуется светлый задний полюс, который выступает у свободноплавающих личинок тем отчетливее, чем богаче зернышками окружающие клетки (табл. IV, рис. 26); нередко на этом полюсе образуется совсем поверхностное впячивание, которое в первый момент можно принять за начинающуюся инвагинацию. Подобного рода представление подкрепляется еще и тем, что клетки белого полюса расположены правильно и состоят из ряда высоких грушевидных или

цилиндрических элементов (рис. 28). Скоро, однако, белое круглое пятно исчезает, так как в его клетках откладываются такие же зернышки; задний полюс личинки утолщается (рис. 27), правильное расположение его клеток при этом теряется и начинается образование энтодермы путем переселения отдельных клеток бластодермы, в полном соответствии с отношениями, описанными у других Campanulariidae. Это видно на придавленных (табл. IV, рис. 29) или обработанных уксусной кислотой препаратах (рис. 30) или на срезах (рис. 31).

Как ни незначительна в конечном счете особенность образования энтодермы у Laodice cruciata, тем не менее она представляет собой первый шаг ранней дифференцировки той части бластулы, которая станет местом, откуда начинается миграция.

Если, таким образом, выясняется, что у всех исследованных метагенетических гидроидных медуз образование энтодермы происходит путем *гипотропной миграции* (hypotrope Auswanderung),[145] то это заключение нельзя распространить на гипогенетические формы, как это следует из моих приведенных выше исследований над эмбриологией Geryonia, Polyxenia leucostyla, Aeginopsis mediterranea, так же как и из наблюдений Фоля над первой из перечисленных медуз.

Мною уже раньше указывалось, что шестнадцатиклеточная стадия Liriope mucronata возникает путем образования двух меридиональных борозд, проходящих под прямым углом друг к другу. Благодаря различию формы слагающих подобную бластулу клеток получается, что в некоторых случаях полость дробления оказывается весьма значительной (табл. V, рис. 11), тогда как в других случаях, когда бластомеры слишком сильно в нее вдаются, она совсем или почти совсем исчезает (табл. V, рис. 12, 13). При рассматривании таких эмбрионов заметно, что уже на этой стадии не все клетки одинаково велики и не все одинаковой формы. Эта шестнадцатиклеточная бластула представляет собой, как у Liriope, так и у Geryonia proboscidalis, последнюю стадию дробления, так как вскоре после этого начинается образование энтодермы.

У наших Geryonidae не образуется правильного 32-клеточного зародыша, не говоря уже о более поздних стадиях в 64, 128 клеток и т. д. До этого момента клеточные деления совершались исключительно в продольном направлении, теперь же начинают происходить и поперечные деления, о чем можно сделать заключение и по положению ядерных веретен. Радиальное расположение веретен приводит к поперечному делению, причем бластомер делится на 2 клетки, из которых центральная содержит только эндоплазму, тогда как периферическая, кроме небольшого количества последней, состоит еще и из эктоплазмы. Наряду с поперечным делением, которое происходит не одновременно у всех или многих бластомеров, имеет место и продольное деление, причем образуются одинаковые дочерние клетки (табл. V, рис. 14, 15).

В начале образования энтодермы у Liriope на многих эмбрионах полость дробления еще видна; вскоре же, однако, она заполняется все растущими в числе энтодермальными элементами (рис. 17). Последние все время образуются тем же путем — поперечным делением бластомеров — и их образование удается проследить еще в течение некоторого времени. Часто я ставил перед собою вопрос, не отделяются ли отдельные бластомеры in toto внутрь эмбриона, чтобы здесь дать начало энтодермальным клеткам, что имеет место, как правило, у метагенетических гидромедуз. Хотя я и находил некоторые картины, указывавшие на возможность такого способа образования, тем не менее я не мог никогда у Geryonidae с несомненностью констатировать выползание клеток бластодермы, так что не могу признать его существующим.

Я должен особенно подчеркнуть, что образование энтодермы у Liriope не локализуется на каком-либо участке эмбриона, но происходит равномерно по всей поверхности бластулы, как следует и из моих более ранних работ.*

---

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVI, 1882, стр. 436, табл. XXVIII, рис. 1, 2, 4.

При дальнейшем образовании энтодермальных клеток зародыш превращается в плотную паренхимеллу,[146] в которой мы различаем два рода элементов (содержащие эктоплазму эктодермальные клетки и состоящие из эндоплазмы энтодермальные клетки). Более подробное рассмотрение этих стадий показывает, что не существует определенного расположения бластомеров, делящихся в продольном и поперечном направлениях, так как часто приходится наблюдать две рядом лежащие клетки, делящиеся в одном направлении, тогда как две другие делятся в другом направлении, еще две соседние чередуются и т. п.

Вскоре паренхимелла превращается в дибластулу, так как энтодермальные клетки перестраиваются в однослойный пузырь (табл. V, рис. 18). Образование энтодермы путем отделения центральных частей клеток прекращается, зато новые энтодермальные клетки начинают образовываться путем продольного деления уже существующих. Делятся в продольном направлении и некоторые эктодермальные клетки, хотя далеко не так оживленно, как на предыдущих стадиях.

Соответствующие стадии Geryonia proboscidalis совпадают в большинстве с отношениями, наблюдаемыми у Liriope. Образование энтодермы и здесь начинается после окончания шестнадцатиклеточной стадии и совершается путем поперечного деления лежащих в разных участках бластомеров (табл. VI, рис. 4, 5), которые также не обнаруживают какого-либо закономерного расположения. Вновь образованные энтодермальные клетки в свою очередь делятся, увеличивая число подобных им элементов (табл. VI, рис. 5). Полость дробления в целом развита сильнее, чем Liriope, и часто сохраняется, несмотря на увеличивающееся количество беспорядочно расположенных энтодермальных клеток (рис. 5, 6). Эктодермальные клетки размножаются быстро, так что их число вскоре значительно превосходит число клеток энтодермы.

Приведенное выше описание, основывающееся на новых наблюдениях, согласуется с моими данными 1881 г.,* а также

* Указ. соч., стр. 433, табл. XXVIII, рис. 1—6.

с первыми наблюдениями, опубликованными в 1870 и 1874 гг. В отношении основного процесса образования энтодермы — расщепления бластодермы на два зародышевых пласта — наши данные согласуются также с опубликованными в 1873 г. данными Фоля.* Гораздо менее согласуются они с представлением о деляминации в ее отношении к дроблению, как оно дается этим исследователем.

Если посмотреть рисунки Фоля (указ. соч., табл. XXIV, рис. 7—9), то на них не удается увидеть ясных и детальных картин деляминации, зато автор дает все схемы (рис. 2 и 3), которые соответствуют описаниям Фоля, но не согласуются с тем, что приходилось многократно наблюдать нам. Согласно Фолю, образование энтодермы происходит при делении на 96 клеток, при этом 32 мелкие эктодермальные клетки остаются совершенно без изменений, тогда как столько же более крупных клеток делится на экто- и энтодермальные элементы. На самом деле образование энтодермы начинается много раньше и происходит не одновременно у всех клеток, причем и более мелкие элементы распадаются на эктодермальные клетки. Также и шестое деление, при котором бластомеры закономерно путем косого деления распадаются на 64 клетки, описано у Фоля неверно. Такого резкого контраста между мелкими и крупными бластомерами, который принимает этот исследователь, на самом деле не существует, как доказывает один взгляд на наши рис. 13, 15, 17 (табл. V) и рис. 5 (табл. VI). Столь же мало я мог убедиться в наличии своеобразного косого деления, которое, по Фолю, характерно для шестого деления.

Процесс дробления у Aglaura hemistoma отличается от такового у всех других медуз своим выраженным неравномерным характером. Образуются четыре микромера и столько же макромеров, от которых отделяются вновь четыре средней величины клетки; после этого делятся как мелкие, так и крупные клетки (табл. VII, рис. 10), причем прежний правильный ход

* Jen. Zeitschr., т. VII, 1873, стр. 479 и сл., табл. XXIV, рис. 4—14.

деления начинает нарушаться. Сначала, казалось, можно было ожидать, что неравномерное дробление приведет к эпиболии, однако дальнейший ход развития показывает, что это не так: крупные клетки быстро делятся на мелкие элементы, так что весь зародыш превращается в плотную морулу, клетки которой хотя и различны по своим размерам, но не распадаются все же на два резко разграниченных типа, характерных для эпиболии (табл. VII, рис. 11—13).

В ходе дальнейшего развития центральные клетки становятся все более отличными от ставших мелкими периферических элементов, и получается двуслойный зародыш — паренхимелла. Ее энтодермальные клетки сильно увеличиваются и становятся рыхлыми, в то время как эктодермальные клетки, напротив, остаются более плотными и содержат многочисленные зернышки (табл. VII, рис. 14).

Хотя мне и не удалось, частично из-за редкости материала, частично из-за быстроты развития и плохой сохранности эмбрионов при фиксации, проследить процессы столь детально, как хотелось бы, тем не менее я определенно думаю, что у Aglaura дробление приводит к настоящей моруле, которая вторично путем распределения клеточных элементов распадается на два основных слоя. Если образование энтодермы у Geryonidae, основанное на поперечном делении клеток бластодермы, обозначить как *первичную деляминацию*, то соответствующий процесс у Aglaura можно назвать *вторичной деляминацией*. Образование энтодермы у Rhopalonema velatum Geg., насколько мне удалось проследить, относится ко второй категории, хотя дробление этой медузы и носит равномерный характер. Оно приводит к образованию плотной морулы, клетки которой имеют весьма различные размеры (табл. VI, рис. 13, 14). Центральные клетки, которые в дальнейшем дают энтодерму, не отличаются никакими особенностями от периферических. Деления, которые я наблюдал на периферических клетках, все были продольными, так что первичная деляминация в данном случае отсутствует; центральные клетки тоже нередко находились в состоя-

нии деления. Особенность морулы Rhopalonema заключается в том, что она рано покрывается мерцательными волосками (жгутиками), которые к тому же не всегда присутствуют по одному на каждой клетке, но иногда по два или три. В этом отношении, так же как и в некоторых других, богатые жиром эмбрионы Rhopalonema обнаруживают несомненное сходство с соответствующими стадиями Siphonophora.

По ходу дальнейшего развития Rhopalonema граница между центральными и периферическими клетками становится более отчетливо выраженной, так что получается двуслойная паренхимелла (табл. IV, рис. 15), очень напоминающая соответствующую стадию Geryonidae, хотя в первом случае мы имеем вторичную, а во втором первичную деляминацию. К сожалению, мне не удалось проследить историю развития Rhopalonema дальше, хотя я получал сотни этих медуз и они много раз откладывали яйца; однако последние или вовсе не развивались, или их развитие шло только до определенной стадии, после чего зародыши погибали.

Переходим к семейству Aeginidae, представители которого позволяют сделать некоторые интересные выводы об образовании энтодермы. Я начну с Aeginopsis mediterranea J. Müll. (Solmundella mediterranea Häck.), так как этот вид обнаруживает наиболее простые отношения. При описании шестнадцатиклеточной стадии этой медузы уже были указаны различия, которые обнаруживают отдельные бластомеры. Эта стадия, так же как у Geryonidae, является последней стадией дробления, после которой начинается образование энтодермы. Оно происходит не по типу поперечного деления и не вторичной деляминацией, а несколько иным способом.

При делении шестнадцати бластомеров, которое сопровождается увеличением размеров всего эмбриона, некоторые клетки сдвигаются внутрь массы зародыша, тогда как другие сохраняют более поверхностное положение. Последние, как я уже отмечал при описании четвертого деления, при дроблении выделяются сильным развитием поперечно исчерченного

эктоплазматического слоя; клетки же, попадающие внутрь, состоят в большей своей части из эндоплазмы, а эктоплазматический слой сохраняют лишь на периферических, обращенных к поверхности эмбриона частях.

Чем глубже погружается подобная клетка, тем ограниченнее становится ее эктоплазматический слой, так что в конце концов, когда клетка оказывается связанной с поверхностью эмбриона лишь тонким отростком, этот слой исчезает. Часто удается на одном и том же яйце проследить эти различные стадии и констатировать изменение гистологического характера эмбриональных клеток (табл. IX, рис. 15—20). При исследовании таких эмбрионов можно убедиться в том, что образование энтодермы не сосредоточено на определенной части зародыша, но что клетки проникают внутрь с самых разных точек поверхности (рис. 15—19, 20,*A*,*a*).

В большинстве случаев такие клетки окружены поверхностно лежащими; иногда я видел две соседние клетки (рис. 15, 16,*a*,*b*), проникающие внутрь эмбриона. Такие превращающиеся в энтодермальные элементы клетки всегда имеют покоящиеся ядра; деления, наблюдавшиеся на соответствующих стадиях, затрагивали лишь поверхностно лежавшие клетки и происходили в продольном направлении (рис. 19). В редких исключительных случаях я мог наблюдать на погрузившихся бластомерах поперечное деление, так что в этих случаях продукты деления давали одну экто- и одну энтодермальную клетку.

Вообще на эмбрионах можно было констатировать значительные индивидуальные различия. Они касались как величины, так и расположения и относительного числа экто- и энтодермальных клеток. Так, у эмбрионов, изображенных на рис. 19 и 20, всего 32 клетки, из них 25 составляют эктодерму и 7— энтодерму; у другого совершенно сходного эмбриона, из общего количества в 33 клетки, 22 эктодермальных и 10 энтодермальных.

Образование энтодермы, которое у Aeginopsis начинается сразу после шестнадцатиклеточной стадии дробления и до

тридцатидвухклеточной стадии успевает значительно продвинуться вперед, заканчивается еще не скоро. На дальнейших стадиях отдельные клетки с поверхности продолжают внедряться в энтодерму, так что в течение некоторого времени отчетливая граница между обоими слоями не выражена. Рисунки 22 и 23 (табл. IX) представляют два изображения одного эмбриона, у которого в целом 59 клеток, в том числе 17 энтодермальных; среди остальных некоторые находятся в состоянии перехода в энтодерму, как, например, клетка *a*.

При раздавливании можно найти было еще и такие энтодермальные клетки, которые едва касались поверхности эмбриона (рис. 24). При ближайшем исследовании этих стадий я мог убедиться, что поверхностные клетки размножаются быстрее, чем энтодермальные элементы, что еще более подчеркивает разницу между теми и другими. При дальнейшем развитии ставшие многочисленными эктодермальные клетки располагаются в один слой, резко отграниченный от энтодермы, приобретающей характер паренхимы; эктодермальные элементы получают жгутики, сохраняя при этом характерную исчерченную эктоплазму (рис. 25).

Описанный способ образования энтодермы отличается от вторичной деляминации главным образом тем, что энтодермальные клетки дифференцируются значительно раньше, так что, благодаря этому, не образуется равноклеточной морулы, лишь вторично расщепляющейся на зародышевые листки. Что тем не менее оба способа образования (мы будем первый называть мультиполярной иммиграцией [multipolare Einwanderung]) не резко друг от друга отграничены, но представляют собою видоизменения одного типа, доказывает развитие энтодермы у Polyxenia leucostyla Will., к описанию которой и переходим. При рассмотрении ранних стадий особенно бросалась в глаза исключительная изменчивость, которую обнаруживали совершенно нормально развивающиеся эмбрионы. Мы видели у того же вида ясно выраженные неравномерные дробления наряду с равномерным, причем в первом случае между бластомерами

имело место значительное различие в размерах. Мы видели, далее, что у шестнадцати- и даже четырнадцатиклеточных эмбрионов отдельные клетки обнаруживают большие различия в расположении. Все эти различия оказываются еще более резко выраженными при дальнейшем развитии. В том случае, когда имеет место равномерное дробление, дело доходит до образования морулы с небольшими различиями в величине бластомеров (табл. VIII, рис. 28, 29, 30, 31).

Если бы уже здесь было гистологическое различие между поверхностными и внутренними клетками, вроде того, что мы отметили у Aeginopsis, то можно было бы и на этой стадии говорить об элементах обоих зародышевых листков; но так как этого не наблюдается и отдельные клетки различаются только разным положением, то мы должны рассматриваемую стадию расценивать как равноклеточную морулу, хотя само собою понятно, что центральные элементы превратятся в энтодерму.

Хотя и у Polyxenia leucostyla преобладает продольное деление (рис. 28, 29), тем не менее я видел значительно чаще, чем у Aeginopsis, поперечные деления именно более крупных бластомеров (рис. 23,*a*,*c*), причем центральные продукты деления превращаются в энтодермальные элементы. Таким образом, оказывается, что при равномерном дроблении морула образуется в результате преобладания продольного деления, сходно (если не идентично) с Aeginopsis, тогда как при неравномерном дроблении она формируется посредством поперечных делений. Этим все вариации не исчерпываются. В тех случаях, когда несколько бластомеров значительно крупнее остальных и к тому же отстают в делении (рис. 27), их полностью обрастают более мелкие, быстро делящиеся клетки (рис. 34, 35), так что происходит своеобразная эпиболия. Следы этих различных способов образования можно различить на готовых морулах, так как при эпиболическом развитии разница в размерах поверхностных и центральных клеток гораздо значительнее, чем при образовании морулы путем перемещения бластомеров или поперечного деления их (рис. 29, 31, 33).

Следует здесь еще раз подчеркнуть, что все эти различия зависят от отклонений в процессе дробления, и чем неравномернее дробление, тем больше последующие стадии приближаются к эпиболии, тогда как при равномерном или слегка неравномерном дроблении морула образуется в результате перемещения или деляминации. Каким бы путем ни шло развитие эмбриона, он достигает стадии паренхимеллы, вполне соответствующей той же стадии Aeginopsis, представляющей собой округлый эмбрион с двумя зародышевыми листками, у которого эктодерма слагается из одного слоя цилиндрических клеток, энтодерма — из скопления полигональных элементов (рис. 36). На эктодерме вскоре развиваются жгутики, но дифференцированная исчерченная эктоплазма отсутствует.

Широкая изменчивость в дроблении у Polyxenia leucostyla не является совершенно изолированно стоящим явлением, она напоминает отношения, которые Вильсон* нашел у Renilla, у которой он констатировал пять различных модификаций процесса дробления.

Хотя в разное время я содержал очень много половозрелых экземпляров Polyxenia albescens (Cunina albescens Geg., Solmissus albescens Häck.) в аквариумах, тем не менее я получил только один раз в 1880 г. в Неаполе несколько оплодотворенных яиц, на которых я мог наблюдать лишь некоторые стадии развития. Я наблюдал, что большие, богатые жиром яйца дробились путем внутренних борозд, после чего получалась равноклеточная морула; последняя расщеплялась на два листка, из которых наружный был тонок и нес ресницы, тогда как внутренний представлял собой крупноклеточную паренхиму. Как эмбриональные процессы, так и свободноплавающие личинки обнаруживали замечательное сходство с сифонофорами. На последней из наблюдавшихся мною стадий образовалось ротовое отверстие, после чего личинки погибли, не приступив к образованию щупалец.

---

* Variations in the Yolk-cleavage of Renilla. Zool. Anz., V Jahrg., 1882, № 123, стр. 545.

Среди немногих изученных мною Acraspeda наиболее полно образование энтодермы прослежено у Nausithoë marginata Köll. Хотя третье и четвертое дробления носят ясно выраженный неравномерный характер, тем не менее при дальнейших делениях различия в величине между бластомерами выравниваются настолько, что получается бластула, на которой ранее выраженные полюсы неразличимы (табл. X, рис. 9, 10). Некоторые клетки ее еще обнаруживают небольшие различия в размерах, которые на дальнейших стадиях совершенно сглаживаются. По достижении стадии бластулы эмбрион проделывает длительную паузу, длящуюся до 24 часов, во время которой происходит лишь клеточное деление, но не совершается никаких изменений формы. Бластула отличается от таковой Aurelia aurita сильным развитием полости дробления, которая сохраняется и на дальнейших стадиях.

Через 48 часов после откладки яиц бластула превращается в заостренно-овальную плавающую личинку (табл. X, рис. 11) с утолщенной на заднем конце бластодермой. Последняя слагается из цилиндрических клеток, которые на утолщенном конце личинки вытянуты в длину. Во всей бластодерме можно различить бесцветную эктоплазму и желтоватую эндоплазму, которая в клетках заднего конца развита заметно сильнее. Некоторые клетки бластодермы выделяются укороченным и округлившимся телом (рис. 11,*a*) и представляют собой подготавливающиеся к делению элементы. При дальнейшем развитии оказывается весьма существенным, что ряд клеток заднего конца личинки окрашен равномерно желто, так как гранулы, концентрировавшиеся ранее в эндоплазме, теперь заполняют и эктоплазму. Эти своеобразно устроенные клетки начинают втягиваться внутрь тела личинки, причем связь между ними сохраняется. Так возникает поверхностное впячивание (табл. X, рис. 12), представляющее гаструляцию. В то время как количество равномерно желтых клеток увеличивается, внутренний край впячивающейся части бластодермы набухает, что резко меняет конфигурацию полости дробления (рис. 13).

При рассматривании предыдущей стадии с вегетативного полюса видно лишь совсем поверхностное впячивание, в дальнейшем же можно наблюдать его постепенное углубление с отчетливыми контурами (рис. 14, *bl*). Величина, как и форма, бластопора у разных особей и на разных стадиях значительно различается. В целом можно заметить, что контуры отверстия впячивания отнюдь не являются правильно радиальными, как можно было бы ожидать a priori (рис. 15, *bl*). По мере хода впячивания энтодермы первоначально обширная полость дробления превращается в щель, которая скоро совершенно исчезает, так как энтодермальный мешок плотно прилегает к эктодерме (рис. 16). Инвагинационная полость мало развита, и бластопор (рис. 17) превращается в маленькое овальное отверстие, которое вскоре совершенно закрывается (рис. 18). Если мы просмотрим эти стадии инвагинации, то создается впечатление, что впячивание осуществляется за счет бластодермальных клеток, которые теряют свою исходную структуру (дифференцировка на экто- и эндоплазму) и втягиваются внутрь; в то же время число клеток бластодермы увеличивается путем деления на верхней половине тела личинки.

У Pelagia noctiluca также образуется бластула с обширной полостью дробления. После развития на бластодермальных клетках жгутиков начинается инвагинация, представляющая собой совсем поверхностное углубление на заднем конце личинки; оно углубляется постепенно, приобретая характер часового стекла (табл. X, рис. 23). При более пристальном изучении не удается заметить таких резких отличий инвагинировавшей части, как у Nausithoë; последняя оказывается лишь более богатой жиром, чем остальная бластодерма. Укороченные, т. е. подготовившиеся к делению, клетки находим как в эктодерме, так и в инвагинирующем мешке, так что увеличение числа энтодермальных элементов, по крайней мере частично, обязано размножению на месте (рис. 23 *ab*). При рассмотрении стадии инвагинации после предварительной обработки реактивами и на срезах в полости дробления

выпадает мелкозернистый осадок, который, возможно, соответствует «жировым каплям», описанным Ковалевским (указ. соч., стр. 8, 10, табл. III, рис. 8, *а*, рис. 9). Как я ни старался обнаружить в этом осадке клеточные элементы в надежде найти рудиментарную мезодерму, я вынужден был притти к отрицательному результату.

Еще скорее, чем происходит впячивание энтодермального мешка, осуществляется дальнейший рост постепенно утончающейся эктодермы, так что оба образования, вместо того чтобы сближаться (как у Nausithoë), отделяются друг от друга еще бóльшим пространством (рис. 24). При этом образуется своеобразная вытянутая гаструла, сходная с теми, которые изображал Крон (Müller's Archiv, 1885, табл. XX, рис. 1, 2).

В то время как мои наблюдения подтверждают данные Крона и Ковалевского об образовании энтодермы у акалеф, они могут служить подтверждением взгляда, что у представителей разных семейств Acraspeda распространена настоящая инвагинация, не обнаруженная нами у Craspedota. Что, несмотря на это, в пределах акалеф встречаются и другие способы образования энтодермы, доказывают исследования Ковалевского над Lucernaria, у которой совершенно определенно не образуется инвагинационной гаструлы. Так как я исследовал лично препараты моего уважаемого друга, то могу полностью подтвердить его данные* и добавить, что образование энтодермы у Lucernaria, насколько его удается исследовать, несмотря на неблагоприятные для изучения свойства клеточных элементов, ближе всего к соответствующему процессу у Aeginidae.

Хотя история развития гидроидных полипов более близка к таковой метагенетических медуз, тем не менее образование энтодермы происходит у них по большей части не по типу гипотропной иммиграции, но способом, скорее приближающимся к образованию энтодермы у гипогенетических медуз. У Eudendrium capillare равномерное дробление ведет к образованию крупноклеточного зародыша, у кото-

---

* Zool. Anz., VII Jahrg., 1884, № 184, стр. 713.

рого очень рано появляется слабо развитая полость дробления. При этом бластомеры обнаруживают ясно выраженное разделение на экто- и эндоплазму, причем первые содержат мелкие темные зернышки, тогда как вторые заполнены более крупными оранжевыми желточными шариками. После увеличения количества бластомеров они делятся таким образом, что эктоплазма остается в наружном слое клеток, эндоплазма же, напротив, концентрируется во внутренней клеточной массе, совершенно заполняющей небольшую полость дробления. Здесь происходит первичная деляминация, подобно тому как мы видели у Geryonidae, и хотя у Eudendrium из-за богатства желтком не удается рассмотреть ядерных веретен, тем не менее о способе образования эктодермы можно судить по поведению клеток.

У других исследованных мною гидроидных полипов господствует вторичная деляминация в сочетании с наличием морулы. Дробление протекает не совсем равномерным (quasiregulären) образом, так что возникают бластомеры различной величины, связанные переходами друг с другом. Продукты дробления складываются в компактную массу зародыша, образуя настоящую морулу, клетки которой хотя и не одинаковых размеров, но совершенно одинаковой структуры, причем не обнаруживается различий между экто- и энтодермальными клетками. Лишь после того как число эмбриональных клеток станет очень значительным, периферически лежащие элементы образуют сплошной слой, отделенный резким контуром от внутренней паренхиматозной массы. Такой способ образования энтодермы я наблюдал у Tubularia mesembryanthemum, Campanularia angulata, Plumularia setacea и Sertularia pumila. Подобная картина типичной вторичной деляминации вполне соответствует старым данным Оллмэна* на Laomedea flexuosa, Шульце** на Cordylophora lacustris и т. д. В последнее время Гаман***

* Gymnoblastic or tubularian Hydroids, т. I, 1871, стр. 861.

** Ueber den Bau u. Entwicklung v. Cordylophora lacustris, 1871, стр. 38, табл. IV.

*** Jenaische Zeitschr., т. XV, 1882, стр. 505 и след.

приводит аналогичные данные для многих гидроидных полипов. Лишь у Halecium tenellum он обнаружил исключение; у этого вида образуется однослойный пузырек, после чего клетки бластодермы проникают в полость дробления и заполняют понемногу последнюю. Судя по рисункам Гамана (указ. соч., стр. 528, рис. 1 и 2), его наблюдения недостаточны для того, чтобы сделать какие-либо заключения. Это тем более достойно сожаления, что и мои собственные наблюдения над аналогичным способом развития у Campanularia caliculata, датированные еще 1869 г., не позволяют сделать заключение по ряду важных вопросов. После неравномерного дробления зародыш распадается на много различной величины бластомеров, группирующихся вокруг полости дробления. Образуется настоящая бластула, на внутренней стенке которой виден сначала тонкий слой энтодермы. Постепенно последняя развивается в мощный слой, заполняющий всю полость дробления, причем личинка переходит в форму планулы. Так как я предполагал, что у этой формы, подобно Halecium tenellum, имеет место образование энтодермы путем иммиграции, поскольку все ее развитие тесно примыкает к таковому метагенетических медуз, то я усиленно искал в течение последних лет подходящий материал, чтобы по возможности разрешить этот вопрос. После того как в Мессине и Вилла-Франке я безрезультатно исследовал всех встречающихся в этих местах гидроидных полипов, я направился в Триест в надежде найти подходящие виды там; но это тоже не увенчалось успехом, так как вместо Campanularia caliculata там встречается C. angulata со вторичной деляминацией. Таким образом, заполнение этой бреши приходится отнести за счет дальнейших исследований.

Если мы остановимся на бросающемся в глаза факте, что способ образования энтодермы у гидроидных полипов в целом ближе к гипогенетическим, чем к метагенетическим медузам, то следует прежде всего заметить, что у двух первых из названных групп этот процесс протекает в неподвижной эмбриональной стадии на дне или под защитой споросака, или гонангия,

в то время как у метагенетических медуз он происходит в активно плавающем состоянии. Возможно, что последнее обусловливает концентрацию образования энтодермы на заднем конце личинки, в то время как у неподвижных эмбрионов первых двух групп этот момент отсутствует.

Если мы просмотрим вновь все приведенные в этой главе факты, то придем к выводу, что образование энтодермы у медуз происходит многообразнее, чем у какой-либо другой группы животных. Оставляя в стороне вышестоящие типы, как Ambulacralia, моллюсков или червей, находим у близких родичей медуз, например, у гребневиков или коралловых полипов гораздо более однотипное образование энтодермы. Только губки, отличающиеся в этом отношении широкой изменчивостью, могут быть поставлены рядом с медузами. У последних мы можем установить два главных типа образования энтодермы: происходящее со всех сторон *мультиполярное образование энтодермы* и локализованное на заднем конце личинки *гипотропное образование энтодермы*. Первый тип осуществляется или как основанная на поперечном делении бластодермальных клеток *первичная деляминация* (Geryonidae, Eudendrium), или как многосторонняя, или *мультиполярная иммиграция* (Aeginopsis), или же как связанная с образованием морулы *вторичная деляминация* (Aglaura, Rhopalonema, большинство гидроидных полипов), или же, наконец, как *смешанная деляминация*. При этом энтодермальные клетки частично возникают путем поперечного деления или иммиграции, или же также путем последующей дифференцировки, как при вторичной деляминации (Polyxenia leucostyla). Последний из указанных способов образования представляет собою переход к *эпиболии*, которая переводит нас ко второму типу. Гипотропное образование энтодермы выражается преимущественно в *гипотропной иммиграции* (метагенетические гидроидные медузы) или *инвагинации* (многие Acraspeda). Попытка рассмотреть эти различные способы развития с одной общей точки зрения будет дана в последней главе.



Четвертая глава

ЛИЧИНКИ МЕТАГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕДУЗ И ИХ ПРЕВРАЩЕНИЕ

1. Craspedota. Строение личинок.— Два типа превращения.— Полипоидные формы и их систематические отношения.— 2. Личинки Nausithoë и их превращения

У всех Craspedota с чередованием поколений выходящие из яиц свободноплавающие личинки представляют собою настоящих паренхимелл. Энтодерма, образующаяся у них путем гипотропной иммиграции, заполняет всю полость дробления и состоит из полигональных или округлых, беспорядочно соприкасающихся между собою клеток. Эктодерма представлена одним слоем узких жгутиковых клеток, равномерно покрывающих всю поверхность. Стадия паренхимеллы у всех изученных мною медуз выглядит весьма однотипно: она овально-цилиндрическая, на переднем конце шире, чем на заднем (табл. I, рис. 15, Tiara, рис. 30, Rathke; табл. III, рис. 25, Clytia flavidulum; табл. IV, рис. 9 и 10, Mitrocoma). Личинки медуз, обладающих прозрачными яйцами, тоже прозрачны; у Oceania armata, Rathkea fasciculata и Laodice cruciata при проходящем свете они, напротив, кажутся черными или коричнево-черными. Равномерно покрытые по всей поверхности длинными жгутиками, такие личинки плавают по спирали, с анимальным полюсом, всегда направленным вперед. При гистологическом исследовании поперечных разрезов (табл. II, рис. 34), так же как и на придавленных паренхимеллах, эктодерма выглядит,

как тонкий слой, резко отграниченный от энтодермы клеток, нижние (внутренние) концы которых закруглены. В то время как бо́льшая часть этих элементов представляет собой цилиндрические жгутиковые клетки, имеются единичные округлые клетки, которые располагаются более глубоко и могут рассматриваться как особые субэктодермальные элементы (рис. 34). Энтодерма состоит из относительно крупных паренхиматозных клеток, у которых имеются различные протоплазматические выросты (рис. 26—28). В качестве одной из бросающихся в глаза особенностей стадии паренхимеллы у Tima pellucida следует отметить наличие мелких зернышек в эктодерме задней $^1/_6$ части тела личинок, а также слияние личинок у Mitrocoma из нескольких индивидуумов. В предыдущей главе уже было упомянуто то обстоятельство, что у Mitrocoma Annae две или три бластулы сливаются в одно целое. Вначале границы отдельных особей видны еще отчетливо, затем они более или менее исчезают, так что только ненормальные размеры указывают на происшедшее слияние. В некоторых случаях (как, например, на рис. 10, табл. IV) удается на плавающих личинках различать вошедшие в их состав отдельные особи. Как это будет ясно из дальнейшего, такие аномально крупные личинки отнюдь нельзя считать погибающими уродами,— они превращаются в обычном порядке в гидрозомы.[147]

В то время как у некоторых видов, например, у Mitrocoma Annae, у изученных нами Oceanidae и у Laodice cruciata, развитие личинок на описанной стадии останавливается, у Clytia, Obelia и, по Клаусу, у Aequorea личинки проделывают еще дальнейшие шаги в своем развитии. На второй день периода свободного плавания в задней трети эктодермы возникают первые стрекательные капсулы (табл. II, рис. 31); они образуются внутри эктодермальных клеток из своеобразных, близ ядра лежащих ядроподобных тел (табл. III, рис. 3), причем приобретают характерную веретеновидную форму и отчетливые контуры (табл. II, рис. 29, 30). В энтодерме можно констатировать следующие явления. Периферические клетки группируются в

один правильный слой из крупных элементов, тогда как центральные сохраняют исходный паренхиматозный характер (табл. II, рис. 31). При исследовании придавленных личинок выясняется, что между энтодермальными клетками происходит борьба, которая выражается в том, что более крупные клетки поглощают более мелких соседей. Нередко находим энтодермальные клетки с несколькими заключенными внутри них и с одной поглощаемой клеткой (табл. III, рис. 2), причем о природе последних можно судить по окраске ядра (рис. 2, *nn*). Многие энтодермальные клетки перегружены различной величины и разного вида телами (рис. 4), которые следует, вероятно, рассматривать как остатки захваченных клеток. Таким образом, в пределах энтодермы личинки имеет место внутриклеточное пищеварение, подобно тому как оно наблюдается при метаморфозе и эмбриональном развитии различных животных. Центральные клетки пожираются более крупными периферическими, после чего на месте первых становится видимым узкий щелевидный просвет (табл. II, рис. 32).

Завершившие развитие личинки не только передвигаются при помощи жгутиков, но производят, кроме того, сильные сокращения всего тела по продольной оси или в стороны. Эти движения осуществляются тонкими мускульными отростками, которые отходят от внутренней стороны эктодермальных клеток и объединяются в мускульные волокна (табл. II, рис. 29). Как своеобразные эктодермальные образования должны еще быть указаны клетки с очень тонкими периферическими выростами (рис. 29), которые, может быть, следует рассматривать как чувствительные образования. Настоящие нервные элементы у изученных мною личинок медуз обнаружить мне не удалось. К концу личиночной жизни значительно увеличивается количество стрекательных клеток, которые появляются во всех частях эктодермы; в энтодерме, где их нашел Клаус у Aequorea, я обнаружить их не мог.

Столь большую энтодермальную полость, которую Ковалевский изображает у старых личинок Obelia (указ. соч., табл. I,

рис. 9), на изученных мною личиночных стадиях вообще наблюдать не удалось. Темные зернышки, откладывающиеся в наружном слое энтодермальных клеток ко времени образования полости, которые отмечает и Мережковский, следует, вероятно, рассматривать как остатки внутриклеточного пищеварения (сравнить табл. II, рис. 32).

Личинки первой из названных выше групп (Oceanidae, Laodice, Mitrocoma) после большего или меньшего периода активного плавания оседают. Движение жгутиков замедляется, и личинки опускаются на дно, сохраняя при этом прежнюю форму тела. Мы находим на предметных стеклах, положенных в аквариумы, червеобразных или изогнутых личинок, у которых отчетливо видны их строение и жгутики. Последние вскоре исчезают, и на всей поверхности появляется очень тонкая кутикула, которая в ходе дальнейшего развития постепенно утолщается и в некоторых местах отделяется от эктодермы. Форма таких зачатков гидрозом у Mitrocoma очень различна, как можно видеть на рис. 11—13 (табл. IV). Нередко у прикрепившейся личинки сильно расширяется тот конец, которым она прикреплена, так что дифференцируется дисковидное образование, остальное же тело имеет форму прилежащего к диску стебелька (рис. 12). Лишь через значительный промежуток времени после прикрепления образуются первые стрекательные капсулы и именно в той части, которая соответствует заднему концу свободноплавающей личинки (рис. 12, 13). Полость в энтодерме у личинок этого типа также появляется лишь через значительное время после прикрепления, причем не удалось выяснить, возникает ли она и здесь в результате внутриклеточного пищеварения.

Разная величина зачатков гидрозомы соответствует различию в размерах личинок и зависит от описанного выше срастания бластулы; это иллюстрируется рис. 12 и 13 — оба они нарисованы при одном и том же увеличении с рисовальной призмой и представляют собой семидневную стадию. На большей гидрозоме на переднем конце образовался

почкообразный вырост, который представляет собой зачаток особи.

Существует большое разнообразие в развитии гидрозомы у форм первой группы. В некоторых случаях вся личинка превращается в гидроризу, от которой путем последующего почкования образуются один или несколько гидрантов; в других случаях личинка дает как слабо развитую гидроризу, так и зачаток первого гидранта. Такие различия встречаются даже в пределах одного и того же вида; так, например, у Mitrocoma Annae, у Oceania armata во всех наблюдавшихся мною случаях личинки превращаются исключительно в гидроризу, которая вскоре начинает ветвиться и после этого дает почки гидрантов. У Tiara leucostyla, напротив, ясно выражен двойственный характер прикрепившейся личинки: в то время как ее передняя часть превращается в относительно слабо развитую, неразветвленную, окруженную гидротекой гидроризу, задний конец личинки прямо переходит в зачаток гидранта. Что при таких отношениях возникает большое затруднение при определении индивидуальности, само собою понятно, особенно если вспомнить процессы слияния зародышей у Mitrocoma.

У медуз второго типа (Clytia, Obelia), личинки которых характеризуются более высокой ступенью организации, метаморфоз протекает более однотипно. Личинки оседают не всей своей длиной, но исключительно передним концом, причем часто они проделывают превращение у поверхностной пленки воды. У Clytia flavidulum, у которой этот процесс изучен мною наиболее полно, личинка с еще действующими жгутиками прикрепляется передним полюсом, после чего передняя часть личинки сильно расширяется (табл. II, рис. 35); задняя часть тела делает при этом сильные круговые движения, причем одновременно усиленно мерцают жгутики.

Личинка, приступившая к превращению, продолжает расширяться и с такой скоростью, что через десять минут после прикрепления от всей передней части остается только небольшой бугорок (рис. 36). Вскоре и последний исчезает, так что

личинка превращается в плоскую дисковидную пластинку (табл. III, рис. 5); в центре ее верхней поверхности можно еще различить кучку стрекательных клеток, которая располагается там же, где раньше выдавался задний заостренный конец личинки.

Жгутики при этом совершенно исчезают, и внешний контур эктодермы оказывается неправильно изрезанным. Этот слой тела, как и на более ранних стадиях, состоит из одного ряда высоких цилиндрических клеток с экто- и эндоплазмой, ясно разграниченной резкой линией. Мускульные выросты исчезают, так же как и жгутики. Энтодерма представляет собой слой богатых жировыми включениями клеток неправильных очертаний. Они настолько тесно прилежат друг к другу, что полость совершенно не выражена. При дальнейшем развитии наружные контуры становятся глаже, после чего выделяется тонкий слой кутикулы; внутренняя граница эктодермы, напротив, образует изгибы, следуя за энтодермой (табл. III, рис. 6). В это время от центра диска выступает почка в виде бугорка, которая представляет собой зачаток первого гидранта. Пока эта почка вытягивается в расчлененный гидрокаулюс, дисковидный зачаток гидроризы дифференцируется таким образом, что представляет собой округлую пластинку со многими лопастями (табл. III, рис. 7). Количество лопастей даже у одного и того же вида различно, так что я находил у отдельных особей от 3 до 7 сегментов; снаружи последние одеты довольно плотной кутикулой, тогда как внутри содержат значительную гастроваскулярную полость. Оба слоя тела не претерпевают при этом значительных структурных изменений; в эктодерме образуется большое количество стрекательных клеток, тогда как энтодерма приобретает дефинитивный эпителиальный характер.

Мы видим, таким образом, что наряду с более высокой дифференцировкой свободноплавающих личинок и развивающаяся из них сидячая стадия показывает более высокую степень организации: пластинчатый зачаток превращается в самостоятельное целое, в котором отчетливо видна антимерия.

Если бы личинка медузы превратилась в такую пластинку с сохранением мускулатуры и свободноплавающего образа жизни, мы имели бы медузоподобную форму, которая соответствовала бы зачатку гидроризы. Может быть, нечто подобное имело место у некоторых сифонофор; так, например, у Porpita мы находим молодые стадии, диск которых обнаруживает сегментированную энтодерму.

Полученные мною из яиц медуз гидрополипы принадлежат к различным группам. Развивающиеся из яиц Tiara leucostyla должны быть причислены к семейству Clavidae. Свободноплавающая личинка оседает на субстрат всей своей длиной и превращается в стадию, при которой можно различить две части, как это уже отмечалось выше. Задний отдел с тонкой стенкой покрывается тонким перидермом, который на границе, с гидрантом внезапно прекращается; передняя часть превращается в первого полипа с коротким конусообразным хоботом, у основания которого вырастают сначала два тонких щупальца. Энтодерма гидранта сильно утолщена, так что гастроваскулярная система имеет вид тонкой щели, переходящей в зачатке гидроризы в обширную полость. Позже вырастает еще одно, третье щупальце, которое выглядит так же, как оба первых, но несколько короче их; сильно развитые стрекательные клетки собираются в небольшие кучки, которые делят щупальца на кажущиеся сегменты (табл. I, рис. 17). Хотя такие полипы жили в моих аквариумах долгое время, тем не менее они не развивались дальше и обнаруживали, напротив, регрессивные явления: щупальца превращались в маленькие бугорки, после чего животные погибали.

Полип Oceania armata также относится к семейству Clavidae. Личинка превращается в удлиненную гидроризу, которая разнообразно ветвится и в нескольких точках одновременно образует шишковидные почки гидрантов. На переднем конце последних возникает бугорок — зачаток хобота — по обеим сторонам два щупальца; после этого появляются два других зачатка щупалец первого ряда, за которыми следуют четыре

щупальца второго ряда. Позже возникает еще третий ряд более коротких щупалец и зачаток четвертого ряда. У наиболее развитых гидрантов я обнаружил тринадцать щупалец, расположенных чередующимися рядами (табл I, рис. 39). Тело гидрантов вытянуто веретенообразно и оказывается несколько более широким, чем короткий одетый перидермом гидрокаулюс. Этими особенностями, так же как и всеми другими признаками, полип Oceania более всего приближается к собственно роду Clava, так что принадлежность их к семейству Clavidae более обоснована, чем для полипа Tiara. В то время как личинки Oceania на более ранних стадиях развития непрозрачны и обладают черно-серой окраской (при проходящем свете), развитые полипы прозрачны; это обусловлено главным образом тем, что энтодерма щупалец, а также тѐла богаты соками.

Как замечает Клаус,* полипы Tubulariidae (Athecata Hinks) не так резко отличаются от Campanulariidae (Thecophora Hinks), как это часто принимается. Он основывается при этом на установленном им роде Campanopsis, который он принимает за полипоидную генерацию Octorchis Gegenbauri Häck. Клаус изучал медузообразующие колонии полипов, развившиеся в одном аквариуме, в котором раньше жили Octorchis наряду с некоторыми другими медузами. Хотя связь обеих форм (Campanopsis и Octorchis) представляется в свете данных Клауса весьма вероятной, тем не менее прямого доказательства путем изучения развития яиц Octorchis автору получить не удалось. Поэтому представляется желательным привести доказательства для высказанных выше предположений. Полип Octorchis на восьмой день после откладки яиц (табл. III, рис. 19) во всех отношениях соответствует настоящему Campanopsis. Удлиненное тело полипа переходит без резкой границы в зачаток гидроризы, одетый тонким кутикулярным перидермом; гидротека отсутствует, как и у описанной Клаусом формы. Закругленный, имеющий форму бугорка хобот окружен венчиком, в котором

* Beiträge z. Kenntniss d. Geryonopsiden- u. Eucopidenentwicklung. Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. IV, 1882, стр. 91.

я насчитал двенадцать тонких щупалец, несущих стрекательные капсулы, расположенные кольцами. Базальные части щупалец связаны тонкой эктодермальной перепонкой. Эктодерма покрывает тонким равномерным слоем все тело полипа, в то время как энтодерма самих гидрантов оказывается значительно толще, чем внутри гидроризы, соответственно чему развита и гастроваскулярная полость. Полипы Octorchis оказались очень нежными существами и жили в сосудах лишь несколько дней, не развиваясь дальше. Они, до размеров щупалец включительно, соответствуют описанному Клаусом Campanopsis, молодую форму которого они и представляют. С другой стороны, они обнаруживают большое сходство с полипами Aequorea, которые я вывел в 1870 г. в Вилла-Франке из яиц.* Единственное заметное различие состоит в более сильном развитии перидерма, который расширяется в нечто напоминающее гидротеку. Наблюдавшаяся Райтом полипоидная форма Zygodactyla vitrina** также, повидимому, относится к Campanopsis, но по его данным нельзя составить точное представление о перидерме. Если выяснится, что, казалось бы, столь отдаленные формы, как Octorchis и Aequorea, обладают сходными полипоидными стадиями, не будет удивительно, что аналогичных гидрантов найдем и у Tima.

Описанный Ал. Агассицем*** гидроидный полип Tima formosa кажется близко родственным к Campanopsis и отличается преимущественно слабо развитой, охватывающей только основание тела полипа гидротекой, чем достигается большее сходство с Aequorea, чем с Octorchis. Полученные мною в 1870 г. из яиц полипы Tima pellucida (Eirene pellucida Häck.) имели большое сходство с соответствующей стадией Aequorea, которая выражалась в форме гидрантов, в развитии базальной мембра-

* Он же описан профессором Клаусом в его «Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen», 1883, стр. 86, рис. 138, 139.

** Quart. Journ. of Microsc. Science, N. S., т. III, 1863, стр. 45, табл. IV, рис. 1—6.

*** North americ. Acalephae, Cambridge, 1865, стр. 115, рис. 172.

ны щупалец и в образовании слабого расширения перидерма вокруг основания полипа.

В качестве единственного существенного отличия следует указать, что личинка Tima сначала превращается в гидроризу, от которой лишь во вторую очередь отпочковывается гидрант.

Таким образом, мои наблюдения подтверждают высказанные ранее мною и моей умершей женой положение о близком родстве между Geryonopsidae и Aequoridae. «Следует заметить, — писали мы,* — что между представителями семейств Aequoridae и Geryonopsidae существует тесная связь, которая, между прочим, выражается и в сходстве формы относящихся к ним гидрополипов». Мы указывали также на наличие двух выделительных папилл.

В последнее время Клаус** высказался в пользу близкого родства обоих семейств. Я должен здесь настойчиво подчеркнуть, что, когда я говорю об Aequoridae, то подразумеваю под этим Aequorea и родственные ей формы, но ни в коем случае, однако, не все семейство в том объеме, какой придал ему Геккель в своей системе. Согласно этому автору,*** единственное дифференциальное отличие семейства Aequoridae заключается в большом числе радиальных каналов, т. е. в признаке, который возник совершенно независимо у разных медуз. Если не представляется возможным Melicertidae и Orchistomidae отделить от Thaumantidae в качестве самостоятельных семейств или Liriope и Geryonia отнести в разные семейства, то столь же неестественно число радиальных каналов класть в основу разделения на семейства у Campanulariidae, в то время как эти медузы обнаруживают большое многообразие. Я предполагаю, что при более тщательном исследовании так называемых

* Илья и Людмила Мечниковы. Материалы к познанию сифонофор и медуз. Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр. [т. VIII, вып. 1], М., 1871, стр. 60.

** Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen, стр. 87.

*** Das System der Medusen, 1879, стр. 207.

Aequoridae, при котором особое внимание должно быть уделено полипоидному поколению, это семейство нельзя будет рассматривать как нечто цельное, но что большинство представителей его будет объединенно с Geryonidae, другие — с Thaumantidae, некоторые же — с Eucopidae. Последнее обязательно должно случиться с Halopsis ocellata Al. Ag., которая даже своими радиальными каналами отличается от Aequorea и родственных форм, так как у нее имеется 4 пучка радиальных каналов, у последней же — каналы, самостоятельно отходящие от желудка. В других отношениях сходство Halopsis ocellata с некоторыми медузами, имеющими только 4 радиальных канала, настолько велико, что Ал. Агассиц одну из них (H. cruciata) причислил к этому роду. Чрезвычайно характерно сходство в строении своеобразных краевых телец у Halopsis ocellata, H. cruciata Al. Ag. (Phialis cruciata Häck.), Tiaropsis и Mitrocoma Annae Häck. Вероятно, при ближайшем исследовании будут удалены из искусственного семейства Aequoridae также роды Zygocanna и Zygocannota Häck. Раздробление последнего (Aequoridae), строго говоря, начал уже сам Геккель, когда он первоначально отнесенный к Aequoridae род Orchistoma отнес к Thaumantidae. Этот пример показывает нам уже достаточно ясно, как различны могут быть медузы с увеличенным числом радиальных каналов и какую пеструю смесь будет представлять семейство, основанное на таком признаке.[148]

Если мы вполне справедливо будем придавать большое систематическое значение полипоидному поколению, то можем объединить Geryonopsidae и Aequoridae (строго говоря, Polycannydae Häckel) в одно семейство Camponopsidae. Руководствуясь этой же точкой зрения, можно Mitrocoma, Laodice и, весьма вероятно, также Halopsis и Thaumantidae отнести к семейству Lafoëidae Hinks.

У Mitrocoma Annae происходящие из одной или нескольких бластул личинки прикрепляются по своей длине к субстрату (за указанными выше исключениями), после чего они теряют жгутики и выделяют тонкий перидерм. Сначала формируется

зачаток гидроризы, который в большей или меньшей степени ветвится и на концах переходит в почки гидрантов (табл. IV, рис. 14); в то время как на гидроризе перидерм от эктодермы отстоит далеко (причем от эктодермы отходят особые отростки), на зачатке гидранта перидерм тесно прилежит к эктодерме. В этих зачатках сильно выделяется утолщенная энтодерма со своими растительноподобными элементами, эктодерма же сохраняет исходную толщину. После этого на переднем конце зачатка гидранта вырастает несколько почек щупалец, причем перидерм приподнимается и на этом месте; таким образом, весь гидрант с самого начала покрыт нежной кутикулой, которая образует полную и к тому же очень характерную гидротеку. Последняя имеет форму удлиненной цилиндрической или цилиндрически-конической трубки, которая проходит прямо или несколько изгибается и начинается непосредственно от гидроризы, не образуя стебелька. Верхний конец трубки прикрывается складной конической крышечкой; при втягивании полипа он выдается вперед (табл. IV, рис. 15, 16). Через двадцать дней после откладки яиц Mitrocoma гидрозома имеет вид колонии с ползучей, ветвящейся гидроризой, на которой на различных расстояниях сидят гидранты, или почки, защищенные описанной выше гидротекой (табл. IV, рис. 16). Вокруг расширенного хобота прикрепляется венчик из небольшого обычно числа тонких щупалец, обильно снабженных стрекательными клетками. Всеми признаками полипоидное поколение Mitrocoma Annae относится к роду Cuspidella Hinks.* Единственное различие я нахожу в форме хобота, который Хинкс изображает коническим, в то время как он у полипа Mitrocoma является более округлым. Но так как эта часть тела очень подвижна, то приведенное различие теряет значение по сравнению с другими совпадающими признаками. Размножение Cuspidella до сих пор оставалось неизвестным; вероятно,

* British Hydroid Zoophytes, London, 1868, т. I, стр. 209; т. II, табл. 39, рис. 4; табл. 40, рис. 4, 5.

выяснится, что оно происходит путем отпочковывания медуз. Из трех описанных видов Cuspidella к полипу Mitrocoma ближе всего C. grandis Hinks.

Поразительное сходство с полипом Mitrocoma, как и с видами Cuspidella вообще, обнаруживает гидрозома, полученная мною из яиц Laodice cruciata. Через четырнадцать дней после откладки яиц на дне и на стенках опытных сосудов развиваются маленькие колонии с ползучей мало разветвленной гидроризой, от которой поднимаются сидячие гидранты (табл. V, рис. 1). Последние имеют вид тонких удлиненных полипов с десятью различной длины тонкими щупальцами, сидящими на одном уровне и расположенными таким образом, что более длинное щупальце чередуется с более коротким. Очень подвижный хоботок в расправленном состоянии широк, во втянутом, напротив, конической закругленной формы. В теле полипа особенно обращают на себя внимание крупные энтодермальные клетки, в щупальцах — веретеновидные стрекательные капсулы. При раздражении гидрант может целиком втягиваться в цилиндрическую или почти цилиндрическую гидротеку, отверстие которой прикрывается конической крышечкой; в то время как последняя при расправлении полипа отгибается, при втягивании животного внутрь гидротеки закрывается вновь, аналогично тому как Хинкс описывает у Cuspidella humilis и costata. Особи колонии Laodice характеризуются большими различиями в размерах, что видно из рис. 1 (табл. V). Хотя подобные гидрозомы сохраняются живыми многие недели, мне не удалось, так же как у Mitrocoma, наблюдать отпочковывание медуз.

Сравнение полипоидного поколения Mitrocoma и Laodice убеждает, что оба близки друг к другу и представляют собой два вида одного рода (Cuspidella).

Описанный Ал. Агассицем * полип Laodice (Lafoëa) calcarata Al. Ag. оказывается также родственной формой, но в

* North american Acalephae, стр. 122—125, рис. 190.

настоящий момент трудно решить, относится ли он к роду Lafoëa, не имеющему крышечки, или же к роду Cuspidella. Весь habitus колонии весьма напоминает Cuspidella humilis; однако о строении отдельных полипов при тех небольших увеличениях, при которых сделаны рисунки Ал. Агассица, трудно составить ясное представление. Описанная также Ал. Агассицем полипоидная форма Melicertium campanula Esch. отличается от Cuspidella и Lafoëa весьма существенно; стоит ли она близко к роду Calycella, гидранты которого характеризуются стебельчатыми гидротеками, покажут дальнейшие исследования. Гидрозома Thaumantias inconspicua, по С. Райту,* идентична с Campanularia raridentata Ald., которая в свою очередь очень напоминает Calycella.

Мы можем, таким образом, в качестве вывода указать, что к семейству Lafoëidae относятся не только Laodiceidae или Thaumantidae, но и Mitrocoma; а отсюда следует еще другой вывод, что медузы Lafoëidae очень разнообразны. В то время как Laodice относится к так называемым Ocellata, Mitrocoma — настоящие Vesiculata, характеризующиеся своеобразными краевыми тельцами.[149] Это, казалось, столь существенное различие двух форм медуз сглаживается родом Tiaropsis, у которого наряду с пигментными глазками Laodice имеются еще открытые краевые тельца со многими конкрециями, как у Mitrocoma. Если мы будем рассматривать Tiaropsis как исходную форму медуз — Lafoëidae, тогда Thaumantidae, так же как медуз с открытыми краевыми тельцами (Mitrocoma, вероятно также Halopsis ocellata и cruciata), следует расценивать как две дивергирующие линии развития семейства (или группы).**

Таким образом, выясняется, что бросающееся в глаза внешнее сходство Laodice, Mitrocoma и Tiaropsis не представляет

* On the reproduction of Thaum. inconspicua. Quart. Journ. of Microsc. Science, N. S., т. II, 1862, стр. 221.

** Сравнить с моими Medusologische Mittheilungen в Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. VI, 1886, стр. 239.

собою случайного явления, но покоится на систематической близости.

Если изучение истории развития заставило нас выделить Geryonopsidae из семейства Eucopidae в смысле Геккеля, то оно приводит также к исключению из состава этого семейства рода Mitrocoma и близких к нему форм (Tiaropsis, Phialis или Halopsis). В качестве настоящих Eucopidae должны после этого рассматриваться только такие формы, которые относятся к семейству Campanulariidae в смысле Хинкса. К ним причисляются прежде всего роды Obelia и Clytia .Как показали более 20 лет назад Л. и А. Агассиц,* многие виды Eucope Гегенбаура должны рассматриваться как молодые медузы Clytia; к этому взгляду присоединился и Хинкс. Позднее Геккель** утверждал, что один из видов Eucopea (E. thaumanthoides) является молодой формой Phialidium и развивается на Campanulina tenuis v. Ben. Медуз Clytia Геккель выделяет в новый род Eucopium. Против этого взгляда в последнее время высказался Клаус,*** согласно которому Phialidium происходит от Clytia, а не от Campanulina, и далее, что Eucopium не представляет собой самостоятельной формы, но лишь варьетет Phialidium.

Мои собственные наблюдения над Clytia flavidulum и viridicans показали, что Phialidium на самом деле не имеет отношения к Campanulina, но развивается на настоящих Clytia, почему и родовое название Phialidium должно быть изменено на Clytia.

У обоих видов свободноплавающая личинка превращается в округлую пластинку, от которой во вторую очередь отпочковываются как ветки гидроризы, так и гидранты на стебельках (табл. III, рис. 8, 9). Дисковидный зачаток в это время дифференцируется в сегментированное тело, которое сначала имеет правильную форму и напоминает медузу, но позже образует

* Contributions to the Nat. Hist. of the Unit. St. of America, т. IV, стр. 306. North amer. Acalephae, стр. 78.

** System der Medusen, стр. 168, 186, 187.

*** Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung d. Medusen, стр. 87.

ветвящиеся корневидные выросты. Однажды я наблюдал, что три личинки C. flavidulum прикрепились к субстрату в непосредственной близости друг к другу и превратились в диски; в дальнейшем развились только две особи, тогда как третья не образовала почек и в конце концов соединилась с ветвями одной из первых двух особей (табл. III, рис. 8).

Полипоидные поколения C. flavidulum и viridicans очень схожи, только гидранты последней несколько мельче и стройнее, чем у первой. Гидротека сначала кажется цельнокрайней, но позже приобретает широкие округлые выемки, которые я наблюдал лишь у C. flavidulum. У этого вида многократно удавалось проследить образование медузоидных так называемых планобластов, которое происходило у основания гидроризы (рис. 9). Конический планобласт прикрыт тонкой кутикулярной оболочкой, которая, кроме одного впячивания, не имеет кольцевидных образований, характерных для Clytia. Я думаю, однако, что эти кольца на перидерме возникают лишь на более поздней стадии, так что их отсутствие нельзя рассматривать как окончательное.

На spadix[149] наблюдалось образование медузоидных почек, которые были очень немногочисленны, что, вероятно, объясняется неблагоприятными условиями жизни. Часто планобласт возникал лишь после предварительной атрофии гидранта и в этих случаях давал только одну единственную медузу. Подобные явления имели место обычно вблизи поверхности в то время, когда вода значительно испарялась, что, вероятно, ставило полипов в неблагоприятные условия; это напоминало отделение сувоек от стебельков (с образованием заднего ресничного аппарата), которое так часто наблюдается при наступлении неблагоприятных условий.

Описание молодых только что вышедших медуз C. flavidulum сделано в моих «Medusologische Mittheilungen» (табл. I, рис. 15), так что я просто могу на них сослаться.

Личинки планулы изученных мною гидрополипов (Eudendrium, Campanularia, Plumularia, Sertularia) относятся ко

второму из установленных выше типов. Они способны к сокращениям и содержат нитевидные выросты эктодермальных клеток; они дают также начало плоским дискам, которые превращаются в гидроризу и из середины образуют первые почки гидрантов.

У Nausithoë marginata личинка планулы имеет большое сходство с поздними планулами некоторых гидромедуз, хотя она не принимает характерной для последних языкообразной формы. Овальная личинка (табл. X, рис. 19) передвигается при помощи длинных жгутов эктодермальных клеток (рис. 20) и не имеет рта. Бластопор совершенно зарастает, так же как у личинки Aurelia. Толстая эктодерма позволяет отчетливо различить два слоя: мелкозернистую эктоплазму и грубозернистую желтую эндоплазму; в первой содержатся сконцентрированные на заднем конце стрекательные клетки, в то время как ядра расположены на границе обоих слоев. При изучении придавленных личинок среди обычных эктодермальных клеток находим мелкие клетки, выделяющиеся своими очень тонкими, нитевидными, ветвящимися, частью с варикозными утолщениями, отростками (рис. 20, *C*). Указанные признаки говорят в пользу предположения, что речь идет о нервных элементах. Энтодермальные клетки прилежат друг к другу настолько плотно, что хорошо изолировать их не удается; они лежат так тесно, что гастроваскулярная полость не выражена. Большая часть личинок Nausithoë после более или менее продолжительного периода пребывания в опытных сосудах погибает. Фоль замечает по этому поводу следующее.* «Личинки Nausithoë плавают неделями, не испытывая изменений, кроме образования стрекательных клеток в эктодерме. Затем они всегда целиком погибали». Не зная хода развития Nausithoë, я старался, конечно, всячески сохранять личинки и делать все возможное, чтобы их понудить к развитию, что в очень редких случаях и удавалось.

* Die erste Entwicklung d. Geryonideneies. Jen. Zeitschr., т. VII, стр. 488, прим. 2.

Планула Nausithoë превращается в нежную округлую пластинку с волнистыми контурами (табл. X, рис. 21). Жгутики скоро исчезают, после чего на наружной поверхности эктодермы отделяется тончайший слой кутикулы; оба слоя отчетливо очерчены, и энтодермальная полость хорошо видна, зато клеточные элементы на этой стадии трудно отделимы. При дальнейшем развитии ушковидные пластинки расширяются по субстрату, и из середины образуется вырост в форме трубы, окруженной цилиндрическим перидермом (табл. II, рис. 22). На самой поздней из наблюдавшихся стадий, которую, чтобы не повредить животное, я наблюдал лишь короткое время и не зарисовал, можно было видеть под отверстием цилиндра четыре коротких, нежных, крестообразно расположенных щупальца. Животное было втянуто внутрь хитиновой трубки и не расправлялось; после пребывания в сосуде оно погибло, не изменившись далее.

Как ни скудны собранные мною факты о превращении Nausithoë, тем не менее они достаточны, чтобы установить, что эта краспедная медуза имеет чередование поколений. Молодая сцифистома выделяет кутикулярную оболочку, в которую животное при раздражении может втягиваться. Этими характерными особенностями она приближается больше всего к своеобразным существам, описанным Оллмэном* как Stephanoscyphus mirabilis, а Шульце как Spongicola fistularis.** Как отметил последний из указанных исследователей, эта своеобразная животная форма соответствует сцифистоме, за каковую он ее и считал.

Из короткой заметки Ковалевского,*** повидимому, вытекает, что он тоже видел стробиляцию «Spongicola», так как он говорит: «Вскоре после того как я поместил это животное

* Annals and magazine of Nat. Hist., IV сер., т. XLIX, 1874, стр. 237.

** Spongicola fistularis. Archiv f. microsk. Anat., т. XIII, 1877, стр. 795, табл. XLV—XLVII.

*** См. его цитированную выше работу на русском языке о развитии кишечнополостных, стр. 7.

в морскую воду, передние концы сцифистомы начали отделяться в форме обычных стробил» (вероятно: эфир). «Это сейчас же показало, что я тут имею дело с паразитирующей в губке колонией сцифистом».[150] То обстоятельство, что ни Оллмэн, ни Шульце не нашли у исследованного ими животного половых органов, а также то, что Stephanoscyphus встречается в районе Средиземного моря, где живет и Nausithoë, согласуется с моим предположением о том, что эта форма сцифистомы включается в цикл развития названной выше медузы.



Пятая глава

ЛИЧИНКИ ГИПОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕДУЗ

Geryonidae.— Личинки Aglaura и их превращение в так называемые Trachynema ciliatum Geg.— Замечания о личинках Pelagia noctiluca

В то время как у Acraspeda близкородственные формы, как, например, Chrysaora и Pelagia, могут обладать совершенно различными способами развития, Craspedota, насколько позволяют заключить имеющиеся данные, обнаруживают гораздо большую связь характера развития с систематическим положением. Так, гипогенез ограничивается только трахимедузами и Aeginidae (в широком смысле), у которых не известно ни одного примера чередования поколений. Допущение Геккеля,* что у этих медуз (его Trachylinae) в редких случаях встречается метагенез, не подтверждается никакими фактами, как наличие четырех краевых пузырьков у молодой медузы Lovenella clausa Hincks никак не может служить доказательством принадлежности ее к Trachylina, тогда как остальные признаки совпадают с Campanulariidae.**[151] Столь же мало можно следовать за Геккелем, когда он*** настойчиво утверждает, что относящаяся к Cannotidae Dipleurosoma = Ametrangia hemispherica Allm. развивается прямо без чередования поколений,

---

* Monographie der Medusen, ч. II, 1881, стр. 130.

** Annals and Magasine of Nat. Hist., т. XLIII, 1871, стр. 79, табл. V, рис. 2.

*** Указ. соч., стр. 131.

так как из данных Оллмэна,* на которые ссылается Геккель, вытекает всего лишь, что указанная медуза живородяща и что ее планулы отличаются от обычной личинки гидроида почти сферическим телом и отсутствием ресниц. Таким образом, пока остается справедливым утверждение, что Tubulariidae и Campanulariidae (Leptolinae Häck.) размножаются исключительно метагенетически, трахимедузы и Aeginidae (Trachylinae Häck.), напротив, только гипогенетически, хотя а priori вероятно, что из этого правила будут найдены исключения.

Переходя к изложению моих наблюдений над прямым развитием медуз, хочу начать с Geryonidae, которых мы оставили в третьей главе в стадии закончившегося образования энтодермы. Неправильно расположенные энтодермальные клетки, выполняющие сначала полость дробления целиком или оставляющие часть ее свободной, располагаются в дальнейшем в эпителиальный, образующий пузырек слой, который тесно прилежит к эктодерме (табл. V, рис. 18). Вскоре начинается выделение между обоими листками студня, благодаря чему листки равномерно отходят друг от друга; энтодермальные клетки при этом образуют на своей наружной поверхности протоплазматические выросты, проходящие через студень к внутренней поверхности эктодермальных клеток (табл. V, рис. 19). При применении реактивов (например, уксусной кислоты) отростки тотчас же втягиваются, и оба листка кажутся окончательно отделившимися (рис. 20). Это явление в сочетании с наблюдениями более ранних стадий не позволяет нам рассматривать протоплазматические выросты как остатки процесса деляминации, что делает Фоль. На третий день после откладки яйца (у Liriope) первоначально совершенно однородная дибластула претерпевает характерные изменения, которые позволяют различить верх и низ зародыша. В эктодерме образуется участок, на котором клеточные деления протекают значительно энергичнее, так что получается эктодермальная пластинка из

* Nature, т. IX, 1874, стр. 74.

мелких, тесно расположенных элементов (рис. 21); вблизи этой пластинки выделение студня становится значительно слабее, чем с противоположной стороны зародыша, которую можно обозначить как верхнюю. По мере дальнейшего развития различие становится еще отчетливее, энтодермальный пузырек, благодаря сильному выделению студенистого вещества, вытесняется из верхней части зародыша и вступает в соприкосновение с эктодермальной пластинкой, состоящей из цилиндрических клеток (рис. 22); нижний отдел энтодермы характеризуется меньшими размерами клеток и их цилиндрической формой.

На шестой день после откладки яиц эктодермальная пластинка (у Liriope) обнаруживает существенное изменение, которое заключается в том, что ее центральная часть уплощается, тогда как периферическая часть, напротив, становится значительно толще (табл. V, рис. 3); таким образом дифференцируется эктодермальное кольцо, которое резко отделяется от плоских эктодермальных клеток периферии, а также отчетливо отграничивается от мелких клеток центральной части диска. Последние выделяются вскоре еще резче, так что при рассматривании личинки Liriope снизу на эктодермальном диске ясно видны два контура: наружный и внутренний, ограничивающие эктодермальное кольцо (рис. 24). В это время в нем появляются первые стрекательные капсулы. Совершенно аналогичную стадию я наблюдал и у Geryonia proboscidalis (табл. VI, рис. 11, 12), только здесь она появляется несколько позже, на седьмой день развития. У этого вида было отмечено лишь то отличие, что ко времени образования эктодермального кольца энтодерма не имеет исходной пузыревидной формы, как у Liriope, а является уплощенной (табл. VI, рис. 7).

По периферии эктодермального кольца образуются первые щупальца в форме небольших округлых возвышений, внутрь которых врастают энтодермальные тяжи; по границе кольца со стороны центральной части эктодермального диска образуется жолобковидное углубление (табл. V, рис. 25). В это время и у Liriope уплощается энтодермальный мешок, так что

изображенные на рис. 25 отношения представляют собой исключение. Несколько позже от периферической более широкой части эктодермального кольца отделяется узкая центральная часть, представляющая собой velum[151a] (табл. VI, рис. 1, *v*). Центральный диск утончается еще больше, он прикрывает нижнюю пластинку энтодермы, несколько выдающуюся в отверстие, ограниченное velum; после этого появляется ротовое отверстие, которое образуется в результате расхождения обоих листков в середине центрального диска (табл. VI, рис. 2, 3). Края рта выдаются наружу в отверстие velum и уже вскоре начинают сокращаться. В это же время значительно расширяется периферическая часть эктодермального диска, т. е. краевого валика, щупальца удлиняются и приобретают характерную жгутовидную форму. На щупальцах и на краевом валике появляется много стрекательных клеток, которые на щупальцах образуют целые скопления. В энтодерме на этой личиночной стадии появляются периферические выросты, которые представляют собой зачатки энтодермальной пластинки (табл. VI, рис. 2, *c*). Последнее относится только к Liriope mucronata, так как я не мог в последние годы получить соответствующие стадии у Geryonia.

Приведенные выше данные согласуются как с наблюдениями Фоля, так и с моими прежними сообщениями о Geryonia proboscidalis. Мы оба видели раннее обособление краевого валика, только я недостаточно отличал его от центральной ротовой пластинки, что было сделано Фолем; мы также констатировали, что ротовое отверстие сначала лежит у основания тела личинки, приблизительно на одном уровне со щупальцами, и лишь позже отступает вглубь в связи с образованием субумбреллярной полости. Рассматривать ли этот процесс как заворачивание или вырастание орального поля, строго говоря, безразлично. Напротив, мои новые наблюдения также мало согласуются с данными Геккеля,* как я это указывал и в отношении моих прежних исследований.

* Die Familie der Rüsselquallen, Jena, 1865, стр. 60 и сл., 105 и сл., табл. III и IV.

На этот раз сравнение провести еще легче, так как Геккель наблюдал ранние стадии метаморфоза у Liriope mucronata, т. е. у того же вида, к которому относятся и мои наблюдения. Согласно Геккелю, молодые, еще лишенные щупалец личинки (указ. соч., рис. 26—28) снабжены обширной открытой субумбреллярной полостью, которая может замыкаться сократимым velum. Этим он подвергает сомнению установленные Фрицем Мюллером* факты, что молодые личинки его Liriope catarinensis обладают замкнутым мешком.

Как мы видели выше, этот исследователь совершенно прав и описанная им, лежащая эксцентрически, замкнутая полость представляет собой энтодермальный мешок. Общее представление Геккеля, согласно которому полость зонтика и velum выстлана энтодермой, а рот и гастроваскулярный аппарат появляется лишь у личинки Liriope с восемью щупальцами, должно быть отброшено.

Субумбреллярная полость, как мы видели, еще не образуется в то время, когда velum и ротовое отверстие уже имеются, энтодермальный же мешок превращается только в гастроваскулярную систему и, конечно, не имеет отношения к полости зонтика.

Попытку Рэй-Ланкэстера** считать данные Геккеля правильными я должен признать неудачной. Английский исследователь бросает упрек Фолю и мне в том, что мы совсем не видели стадии с четырьмя щупальцами, изображенную у Геккеля на его рис. 29 и 30, а непосредственно от еще лишенной щупалец стадии переходим к стадии с шестью щупальцами; поэтому он думает, что в наших наблюдениях имеется существенный пробел, который заполнен Геккелем. Недоразумение объясняется тем, что рисунки Геккеля относятся к четырехлучевой Liriope, тогда как наблюдение Фоля и мои прежние относятся к шести-

* Polypen u. Quallen von Santa Catharina, Archiv f. Naturgesch., 1859, стр. 317, табл. XI, рис. 13.

** On Young Stages of Limnocodium and Geryonia. Quart. Journ. of Microsc. Science, N. S., т. XXI, 1881, стр. 194 и сл.

лучевым Geryonia; так как у последних первые шесть щупалец возникают сразу, то четырехщупальцевая стадия у них вообще отсутствует. Теперь же когда я исследовал ту же Liriope, что и Геккель, и, следовательно, ее четырехщупальцевую личинку, я столь же мало могу подтвердить его данные, как и раньше. Кроме того, Геккель не утверждает, как это думает Р. Ланкэстер, что молодые стадии развития Liriope обладают замкнутой полостью зонтика, а из моих новых наблюдений несомненно следует, что подобное утверждение, основанное на аналогии с Limnocodium, не отвечает действительному положению вещей.

Явный гипогенез Aglaura hemistoma отличается некоторыми особенностями от прямого развития Geryonidae. Мы уже видели, что энтодерма у этой медузы образуется не путем поперечного деления бластодермальных клеток, т. е. первичной деляминацией, а путем дифференцировки морулы на 2 зародышевых листка. Возникает своеобразная личиночная форма, которая отличается от паренхимеллы тем, что ее энтодерма не представляет собой неправильной клеточной кучки, но располагается в один ряд подобных растительным клеткам элементов. Снабженная многочисленными мерцательными волосками, вытянутая овальная личинка (табл. VII, рис. 15) двигается по спирали и всегда обращена вперед полюсом, обозначаемым как верхний. Эктодерма состоит из чешуеподобных плоских или почти кубических клеток, наружная поверхность которых несет не по одному большому жгутику, как у большинства гидромедуз, а многочисленные тонкие реснички, как у турбеллярий.

При рассматривании с поверхности (табл. VII, рис. 18) видно, что соседние энтодермальные клетки обнаруживают большие вариации в размерах и имеют крупные округлые или овальные с ядерными тельцами ядра. Энтодерма слагается из 14 крупных уплощенных клеток, расположенных столбиком друг за другом. Протоплазма энтодермальных клеток образует крупноячеистую сеть, в которой заключены совершенно прозрачные желточные элементы; большое, часто звездообразное

скопление протоплазмы располагается вокруг ядер, которые округлы или овальны и всегда содержат ядрышко (рис. 17).

Девятая энтодермальная клетка (считая сверху) отличается как своим общим видом (рис. 15, 16, *a*), так и значительно большей плотностью протоплазмы, что особенно видно на ее обоих, слегка закругленных и несколько выдающихся по направлению к эктодерме концах. Клетки с десятой по четырнадцатую, образующие совместно энтодерму нижнего конца личинки, значительно меньше, чем первые восемь энтодерменных клеток. В указанной степени дифференцировка энтодермальных элементов происходит не сразу — на первых личиночных стадиях энтодермальные элементы гораздо более однородны (рис. 19). При дальнейшем развитии внешняя форма личинки изменяется: в области девятой энтодермальной клетки она становится несколько шире, тогда как к обоим концам, напротив, несколько утончается (рис. 16). В то время как энтодермальные клетки с их характерными особенностями можно различить у живой личинки, эктодерма кажется совершенно гомогенным слоем, в котором довольно рано на переднем конце тела возникают единичные стрекательные клетки, в то время как на нижнем конце становится заметной красновато-оранжевая пигментация. Личинки Aglaura на этой стадии настолько нежны, что при действии большинства реактивов распадаются на отдельные части; чтобы изолировать эктодермальные клетки, нужно прибавить лишь одну каплю осмий-уксусной кислоты. Если хотят, напротив, изучать клеточные элементы в их связи, то рекомендуется лучше всего раствор хлористого натрия средней крепости.

В начале второго дня развития (приблизительно через 26 часов после откладки яиц) оба боковых выпячивания становятся еще более отчетливо выраженными, что связано с тем обстоятельством, что девятая энтодермальная клетка делится на 2 дочерних элемента, которые сдвигаются в стороны (табл. VII, рис. 20). Деление имеет место и у соседних, а именно у мелких клеток нижнего конца тела. У несколько более развитых

личинок оба боковых выроста превращаются в зачатки щупалец, ось которых представлена двумя клетками — продуктами деления девятой энтодермальной клетки (табл. VII, рис. 21). Между обоими щупальцами располагается непарный средний вырост, представляющий собою зачаток гипостома; он содержит внутри замкнутую энтодермальную полость; выстилка стенки последней происходит от мелких энтодермальных клеток и связана с остальной энтодермой. Имеющие подобное строение личинки весьма быстро плавают по спирали, как и прежде. Эта характерная форма сохраняется, однако, недолго, так как щупальца вскоре увеличиваются в размерах и дифференцируются дальше (рис. 22); в эктодерме появляются стрекательные клетки, которые сначала концентрируются на наружных концах щупальца; в это же время, вероятно, появляются и мускульные волокна, так как начинается движение щупалец в обе стороны.

Энтодермальные оси щупалец состоят уже из довольно многочисленных, расположенных в один ряд клеток и приобретают вид, характерный для многих трахимедуз. В энтодерме тела личинки лишь две или три первые клетки сохраняют первоначальный вид, тогда как остальные делятся и образуется общая гастральная полость, соединяющаяся с ранее возникшей энтодермальной полостью в области гипостома. Общая форма личинки изменяется в том направлении, что она становится более широкой, а верхний конец ее более тупым и закругленным. Вскоре замечаем закладку двух новых пар щупалец, из которых одна несколько больше другой (рис. 23); они выделяются своими энтодермальными осями, которые слагаются лишь из немногих клеток, в то время как их эктодермальный покров образует широкий лопастевидный край. У таких личинок прорывается рот, и из него выдаются длинные мерцательные волоски, которые покрывают и всю внутреннюю поверхность энтодермы. Между вновь образовавшимися зачатками щупалец возникает вскоре еще одна пара с энтодермальной осью, состоящей в каждом щупальце из двух клеток, представ-

ляющих собой два первых краевых тельца; первоначально энтодермальная ось прикрыта общей эктодермой с прилежащим зачатком щупальца; вскоре, однако, происходит ее дифференцировка для каждого органа на три отдела (рис. 24). В это же время (эти стадии наблюдались через 45 часов после откладки яиц) во второй клетке оси краевого тельца дифференцируется небольшая известковая конкреция в форме зернышка.

Мы получаем, таким образом, молодую, покрытую ресничками личинку медузы, которая еще продолжает движение по спирали, а вместе с тем двигает щупальцами и производит глотательное движение гипостомом.

Три пары щупалец удлиняются, одновременно происходит новообразование краевых телец, тело личинки округляется, причем и энтодермальная полость принимает ту же сферическую форму; это совпадает по времени с делением двух первых больших энтодермальных клеток (табл. VII, рис. 25). Во всех щупальцах образуются стрекательные клетки, в наибольшем количестве в двух первых, где они не только концентрируются на концах, но располагаются и по всей длине; на этих щупальцах возникают характерные ресничные гребешки, имеющиеся и у взрослых Aglaura. Последняя полученная мною из яиц пятидневная стадия личинки отличается от предыдущей лишь в небольшой степени. Щупальца значительно удлиняются (рис. 26) и становятся тоньше; стрекательные клетки увеличиваются в числе и располагаются группами, концентрирующимися на наружной половине щупалец; ряды ресниц выступают более резко, чем раньше. При рассмотрении со стороны рта (рис. 27) можно отчетливо видеть относительное положение придатков тела и, кроме того, кольцеобразный контур зачатка колокола, который также является границей будущего краевого валика. Хотя описанные личинки Aglaura жили в сосудах еще несколько дней, тем не менее они оставались на той же стадии; после этого щупальца начинали затупляться, и животные постепенно погибали.

Чтобы получить представление о дальнейшем превращении Aglaura, я исследовал многочисленных личинок, которые часто встречаются в планктоне в Средиземном море (Сан-Ремо, Вилла-Франка, Мессина) и в Триесте. Я начну со стадии, непосредственно примыкающей к той, которая была выведена из яиц. Речь идет о личинке с округлым уплощенным телом, от которого отходят четыре пары щупалец, разная длина которых указывает на относительно различный возраст их; кроме того, личинка имеет еще два краевых тельца, которые, однако, не располагаются между щупальцами второй и третьей пары, как это должно было бы быть по аналогии с ранее описанными стадиями. Это различие, возможно, зависит или от отпадения двух других краевых телец, или от изнашивания некоторых щупалец, а потому при определении их возраста можно допустить ошибку. Предположить, что имеются различия в местах возникновения краевых телец, нельзя, так как у всех выведенных из яиц личинок они всюду развивались одинаково. Зачаток колокола пойманных молодых медузок (рис. 28) имеет резкий контур, от него отходит узкая кольцевая складка; с другой стороны колокол связан с латерально уплощенным двулопастным гипостомом. Эктодерма тела личинки в своей нижней части сильно утолщена и снабжена многочисленными зачатками стрекательных капсул. Энтодерма сохраняет свою прежнюю мешковидную форму, но в целом развита более мощно. В то время как нижняя часть тела окрашена в оранжевый или розовый цвет, концы длинных щупалец имеют цвет сока драцены, что характерно и для взрослых Aglaura.

Более развитые личинки характеризуются значительно более уплощенным телом, образованием субумбреллярной полости и увеличением числа щупалец и краевых телец. При рассмотрении этих стадий выясняется, что значительная часть личиночного тела, которая служит местом образования стрекательных капсул, превращается в краевой валик, тогда как меньший тонкостенный отдел становится настоящим зонтиком (umbrella) (рис. 28). Образование колокола связано со своеобразным спо-

собом развития субумбреллы: от кольцевидного края тела личинки отходят восемь карманообразных впячиваний эктодермы, которые растут в направлении верхнего конца тела и представляют поделенную на 8 камер субумбреллу. Мне удалось проследить этот процесс шаг за шагом, только изготовленные рисунки в связи с недостатком места не помещены на таблице.

Я предполагаю, что образование субумбреллярных карманов стоит в известной связи с возникновением восьми радиальных каналов, так как последние лежат как раз на местах, где карманы соприкасаются. Сначала эктодермальная выстилка субумбреллярных камер довольно толста, при дальнейшем росте она становится значительно тоньше. Указанные впячивания доходят до основания желудка, т. е. до места, от которого отходят радиальные каналы. У сильно уплощенных личинок с двенадцатью щупальцами и четырьмя краевыми тельцами (рис. 29, 30) субумбреллярные камеры близко соприкасаются друг с другом и вдаются до уровня, на котором лежит верхняя стенка энтодермального мешка (рис. 31). На рассмотренной стадии можно различить узенький velum; гипостом относительно очень велик и, как и на предыдущей стадии, сплющен и с двумя губами. Энтодермальный мешок сохраняет свои свойства и не обнаруживает еще дальнейшего расчленения, так что мне представляется вероятным, что радиальные каналы врастают от него в промежутки, которые отделяют субумбреллярные камеры друг от друга. Ко времени, когда последние еще не достигли дефинитивной высоты, начинается выделение студенистого вещества, которое находится в верхней части тела личинки и граница которого указывает место, где колокол отделяется от краевого валика. При этом выявляется действительно, что большая часть тела личинки относится к краевому валику, тогда как собственно зонтик сначала имеет совсем небольшие размеры. На более поздних стадиях эти отношения меняются в пользу колокола, который вскоре сильно увеличивается, в то время как краевой валик превращается в кольцевой придаток колокола; при этом полость

зонтика становится столь значительной, что в нее целиком уходит гипостом с сильно выросшими двумя губами. Постепенно получается стадия, изображенная на рис. 1 (табл. VIII), где мы находим большую часть признаков Aglaura, тогда как отличия носят второстепенный характер: колокол еще не достиг дефинитивной глубины, число щупалец (15) значительно меньше, чем у взрослого животного; далее следует еще отметить сохраняющуюся двугубость (взрослая Aglaura имеет четырехгубый гипостом) и отсутствие желудочного стебелька.

Эти различия вскоре выравниваются: сначала вырастают между двумя первичными губами еще две маленькие, которые догоняют первую пару; колокол еще вытягивается в длину и достигает дефинитивной глубины. Подобная молодая Aglaura изображена на рис. 5 (табл. IV) в опубликованном совместно с моей умершей женой сообщении на русском языке. Позднее всего происходит образование желудочного стебелька, который сначала еще очень мал и лишь постепенно достигает дефинитивных размеров.

Так как личиночные стадии Aglaura очень часто вылавливаются пелагической мюллеровской сеткой, то не удивительно, что они уже давно привлекали внимание исследователей. Иог. Мюллер* нашел их в 1849 г. у Ниццы и в 1851 г. изобразил и описал; хотя он о их положении в системе сначала не высказал определенного мнения, тем не менее считал вероятным, что они представляют собой молодых медуз. Он находил округлые и уплощенные стадии с различным числом щупалец и с четырьмя «трубочками», которые без сомнения представляли собой краевые тельца на стебельках.

В более поздних высказываниях** И. Мюллер выдвинул предположение, что эти личинки относятся к циклу развития

* Ueber die Larven u. d. Metamorphose d. Holothurien. u. Asterien. Abhandl. d. Berliner Akademie d. Wiss., 1851, стр. 64, табл. VII, рис. 9— 11.

** Ueber die Erzeugung von Schnecken u. Holothurien. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1852, стр. 34.

Polyxenia leucostyla Will., что, однако, не имеет места, так как их определенно следует считать молодыми Aglaura: так, И. Мюллер изображает у больших личинок восемь своеобразных периферических тел, которые представляют собой не что иное, как субумбреллярные карманы, т. е. органы, которые у личинок Polyxenia отсутствуют и особенно характерны для молодых Aglaura. Те же личинки несколько лет спустя были еще раз описаны Гегенбауром* под именем Trachynema ciliatum. Кроме стадий, которые открыл его предшественник, Гегенбаур наблюдал более старших Aglaura, которые отличались от взрослых животных отсутствием желудочного стебелька и ртом с двумя губами, но имели восемь радиальных каналов и многочисленные щупальца. Наличие небольшого числа щупалец (три или четыре), которые Гегенбаур приписывает более молодым стадиям, легко объясняется отпаданием многих щупалец, что постоянно происходит у пойманных сеткою личинок. После первого знакомства с реснитчатыми личинками Aglaura пятнадцать лет назад мною вместе с моей покойной женой было высказано положение,** что они идентичны с Trachynema ciliatum Geg. и далее, что последняя должна быть вычеркнута из системы. Мои новые исследования полностью подтверждают эти выводы во всех отношениях. Как доказательство того, насколько мало характерны вообще признаки рода Trachynema, можно привести, что Ал. Агассиц относил к нему форму, очень близкую к Aglaura (Trachynema digitale = Aglantha digitalis Häck.), в то время как Геккель представителей рода Sminthea Gegenb. считал настоящими Trachynema.

Мои новые наблюдения над гипогенезисом у Aeginidae (Polycenia leucostyla и Aeginopsis mediterranea) полностью согласуются с прежними данными И. Мюллера*** и моими

* Zur Lehre vom Generationswechsel und d. Fortpflanzung bei Medusen u. Polypen, 1854, стр. 51 и сл., табл. II, рис. 17—23.

** См. цитированную выше [на стр. 365] работу на русском языке 1871 года, стр. 63, табл. I/, рис. 5, 6.

*** Archiv f. Anat. u. Physiol., 1851, стр. 22 и сл., табл. XI

собственными; * я должен лишь заметить, что и Aeginopsis обладает характерной личиночной стадией, имеющей палочковидную форму (табл. IX, рис. 27), которую я наблюдал у Polyxenia, а у Aeginopsis прежде не находил. Непосредственно следующая за этим личиночная форма (рис. 29) у обоих родов также вполне тождественна. Хотя я много раз пытался у этих медуз проникнуть более глубоко в гистогенетические процессы, это мне так же мало удалось, как и у Aglaura, и по той же причине: благодаря небольшим размерам и неблагоприятным свойствам клеточных элементов, особенно нервной системы.

На Pelagia noctiluca впервые Крон** доказал, что имеются медузы, развивающиеся прямо из яиц. Позже это открытие было подтверждено Агассицем*** (на P. cyanella), Ковалевским**** (на P. noctiluca) и Геккелем***** (на P. perla). Мои собственные наблюдения относятся к P. noctiluca, от которой я часто получал яйца, но только один раз смог наблюдать нормальное развитие. Я особенно хотел при этом дополнить наблюдение Ковалевского об обособлении отдельных клеток из энтодермы, так как в этом процессе предполагал наличие рудиментарного образования мезодермы. Между тем мне пришлось убедиться, что дело идет об осадке, который образуется после обработки личинки реактивами и не обнаруживает клеточной структуры (табл. X, рис. 28). Получившиеся у меня гаструлы имели сильно удлиненную форму, как это было описано Кроном, которая напоминает молодые стадии сцифистомы Cotylorhiza. На продольных разрезах таких личинок Pelagia (рис. 24) можно было отчетливо видеть, что между экто- и энтодермой не

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, 1874, стр. 22 и сл., табл. III, IV.

** Ueber d. frühesten Entwicklungsstufen d. Pelagia noctiluca. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1855, стр. 491, табл. XX.

*** Contributions to the Nat. Hist. of The Unit. St. of America, т. III, 1860, табл. XII; т. IV, 1862, стр. 128.

**** См. цитированную выше [на стр. 286] работу на русском языке о развитии кишечнополостных, стр. 7, табл. III.

***** Metagenesis u. Hypogenesis v. Aurelia aurita, стр. 28.

находится клеточного материала. В согласии с Кроном, Агассицем и Геккелем я наблюдал одновременное образование восьми краевых лопастей (рис. 25), после появления которых личинка сильно расширялась и при этом заметно укорачивалась (рис. 26).

Хотя уже на живом животном можно констатировать участие энтодермы в образовании лопастей, но отчетливее это видно на продольных разрезах (рис. 27). При укорачивании тела личинка превращается в совсем плоский диск (рис. 28), который представляет собой первую стадию эфиры.



Шестая глава

СПОРОГОНИЯ И ПОЧКОВАНИЕ У CUNINA PROBOSCIDEA METSCHN

Историческая справка о «внутреннем» и внешнем почковании у Cunina.— О половых продуктах C. proboscidea.— Выползание амебоидных половых клеток и их деление.— Спорогония и почкование.— Диморфизм C. proboscidea.— Родственные формы.— Аналогия спорогонии Cunina с таковой трематод и с педогенезом Miastor

Представители рода Cunina относятся к медузам, эмбриональное развитие которых остается еще совершенно не изученным. Хотя я бесчисленное число раз предпринимал у них искусственное оплодотворение, а также наблюдал и спонтанную откладку яиц, тем не менее мне ни разу не удалось проследить хотя бы небольшую часть процесса эмбрионального развития. Значительно легче наблюдение своеобразного процесса размножения, которое впервые стало известно более 30 лет назад и рассматривалось как внутреннее почкование. Хотя первым исследователем его следует считать Келликера,* который обнаружил присутствие шестнадцатилучевой эгиниды (Stenogaster complanatus Köll.) внутри родственной десятилучевой формы (Eurystoma rubiginosum Köll.), тем не менее он не предполагал генетической связи обеих медуз. Впервые** Гегенбаур рассматривал сходное явление, наблюдавшееся

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. IV, 1853, стр. 327.

** Zur Lehre vom Generationswechsel, стр. 55, табл. II, рис. 24—31.

им у Cunina (Aegineta) prolifera как почкование, причем наиболее молодыми стадиями он считал сосочкообразные выросты стенки желудка. В своем толковании всего процесса он не сомневался, так как, по его наблюдениям, дочерние особи полностью соответствовали материнским. Эти данные в общем подтвердили Кеферштейн и Элерс* на форме, которую они называли Aegineta gemmifera; их данные отличаются от данных Гегенбаура в том отношении, что они производили почки от нижней стороны нижней стенки желудка. Важное исследование опубликовал Фриц Мюллер;** он нашел в гастроваскулярной системе большинства восьмилучевых Cunina Köllikeri различные стадии развития сходной, но двенадцатилучевой медузы, которую он рассматривал как возникшую путем почкования на стенке желудка; особенно важен тот факт, что во многих случаях это своеобразное размножение наблюдалось у половозрелых, с подвижными спермиями, самцов. На основании своих исследований Ф. Мюллер толковал случай Келликера как почкование; eo ipso [тем самым] принималось наличие диморфизма. В связи с исследованиями «почкования» Aeginidae я высказался против этого толкования, особенно отчетливо сформулированного Геккелем.*** В гастроваскулярной полости Cunina rhododactyla Häck., которая оказалась идентичной с Eurystoma rubiginosum Köll.,**** я нашел многочисленную молодь, среди которой наиболее молодые из наблюдавшихся стадий имели одно щупальце и свободно лежали в теле матери. Не имея возможности проследить происхождение этих эмбрионов, я присоединился к моим предшественникам, которые наблюдали связь споровидных зародышей с телом матери, и обозначил наблюдавшееся явление тоже как «внутреннее»

* Zoologische Beiträge, Leipzig, 1861, стр. 93, табл. XIV, рис. 10, 11.

** Cunina Köllikeri Archiv f. Naturg., 1861, стр. 42, табл. IV.

*** Familie der Rüsselquallen, 1865, стр. 153 и сл.

**** Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, стр. 27. Сравнить с моими «Medusologische Mittheilungen». Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. VI, стр. 251.

почкование. Хотя я и сам находил Cunina, молодь которых характеризовалась бо́льшим количеством сегментов, тем не менее я не мог видеть в этом доказательства диморфизма, так как индивидуальные колебания у этих медуз очень резко выражены. Внутренние «почки» я находил далее у вида, описанного как Cunina proboscidea Metschn., — наблюдение, позже расширенное Ульяниным.* Этому исследователю «кажется несомненным, что эти так называемые „почки“ берут свое начало в особых вместилищах, образующихся в толще стенок пищеварительной полости, преимущественно по соседству от корней щупалец и в боковых стенках радиальных каналов».

Более новые исследователи во главе с Ф. Е. Шульце** обращают внимание на отсутствие доказательств того, что в приведенных случаях имеет место настоящее почкование, и высказывают предположение, что наблюдавшиеся эмбрионы, возможно, развиваются из яиц. Геккель*** повторяет этот взгляд и подчеркивает возможность, «что молодые личинки Cunanthidae, происшедшие из яиц, уже очень рано (на стадии гаструлы) внедряются в желудочную полость других Cunanthidae и здесь развиваются дальше как паразиты».

От этого способа размножения отличается несомненное наружное почкование, которое многократно наблюдалось у Cunina. Подобное явление впервые было описано Мак-Крэди,**** видевшим на аборальном полюсе своеобразных паразитирующих в полости зонтика Turritopsis nutricola личинок Cunina octonaria образование почек, из которых развивались такие же личинки. Мак-Крэди нашел маленькие колонии, образовавшиеся таким путем. После этого Ф. Мюллер***** описал почко-

* О происхождении кунин, почкующихся в желудке герионид. Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр., т. XXIV, 1876, стр. 12, прим. 1.

** Ueber d. Cuninen-Knospenähren, Graz, 1875, стр. 33.

*** System d. Medusen, стр. 313.

**** Description of Oceania (Turritopsis) nutricola nov. sp. and the embryological history of a Singular Medusan Larva, found in the Cavity of its bell; Proc. of the Elliot Soc. of Nat. Hist., 1857, стр. 1, табл. VI.

***** Archiv f. Naturgesch., 1861, стр. 51.

вание Cuninae на особых стебельках (Ähren), которые он нашел в желудке Liriope; сходное наблюдение было опубликовано несколько позже Кроном* (хотя оно было сделано еще в 1843 г.), причем он допускал образование почек на ротовом хоботке Geryonia.

Известно, что Геккель** исследовал это же явление и назвал его аллэогенезисом. Он думал, что Cunina образуются путем почкования на ротовом хоботке Carmarina (Geryonia), причем как дочернее животное, так и материнская особь становятся половозрелыми. Совершенно независимо к этим же выводам пришел и Ножин.*** После того как Стенструп**** счел описанное явление за паразитизм и я высказал некоторое сомнение в понимании его как аллэогенезиса, Ф. Шульце***** и Ульяниным****** независимо друг от друга было доказано, что почки Cunina образуются на особых паразитических трубковидных особях, которые с Geryonia ни в какой генетической связи не стоят.

Образование почек на аборальном полюсе молоди Cunina я нашел******* у Cunina rubiginosa (rhododactyla) и C. proboscidea; у последней это было подтверждено Ульяниным.

После того как в кратких чертах я рассмотрел историю изучения вопроса о размножении Cunina (Cunanthidae Häck.), необходимо дать обзор данных о половом развитии этих медуз.

В то время как прежние исследователи, как Келликер и Гегенбаур, ничего не сообщали о половых органах Cunina,

* Там же, стр. 168, прим. 1.

** Die Rüsselquallen, стр. 156.

*** Ueber einen Generationswechsel bei Geryonia proboscidalis. Mél. biol. de l'Acad. de Pétersb., т. V, стр. 27.

**** Цитировано в Leuckart's Jahresbericht über d. Naturgesch. niederer Thiere за 1866 и 1867 гг., стр. 199.

***** Ueber d. Cuninen-Knospenähren.

****** Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр., т. XXIV, 1876, и Archiv f. Naturg., 1875.

******* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, 1874, стр. 29.

Ф. Мюллер* был первым, который наблюдал половозрелых C. Köllikeri, но ему удалось видеть только самцов с подвижными спермиями; «яйца никогда не наблюдались». У C. rubiginosa (C. rhododactyla) Геккель** нашел одну единственную самку с яйцами, которые «были велики и сидели в небольшом количестве по краям радиальных карманов желудка, так что на каждый карман приходилось в среднем 5—10 яиц». Самцы, напротив, и Геккелем наблюдались гораздо чаще. Я также мог убедиться, что половые продукты возникают у нижней стенки желудка. Более подробные данные находим у братьев Гертвигов;*** эти данные относятся преимущественно к Aeginopsis mediterranea и Polyxenia albescens (=Cunina solmaris Hertw., Solmissus albescens Häck.), т. е. не к Cunanthidae.

Из последних же эти исследователи изучали исключительно C. proboscidea,**** которую они определили как C. lativentris. Они указали, что и у этой медузы половые органы представляют собой исключительно эктодермальные продукты; они описали несколько молодых стадий полового созревания, но так же, как и их предшественники, не дали описания зрелых яиц. Причина такой недостаточности наших знаний о женских половых органах настоящих Cunina лежит, по-моему, в том, что яйца не только по отношению к другим Aeginoidea или медузам

* Указ. соч., стр. 47.

** Rüsselquallen, стр. 129.

*** Der Organismus der Medusen, Jena, 1878, стр. 11 и сл.

**** Об этом виде см. мои цитированные выше [на стр. 391] Medusologische Mittheilungen, стр. 249. Дальнейшее доказательство того, что ни Cunina lativentris, ни C. vitrea не могут быть идентифицированы с C. proboscidea, я нахожу в опубликованных Гегенбауром в Icones Zootomicae В Каруса (1855) рисунках, изображающих C. globosa Esch. (Ic. Zoot, табл. II, рис. 6, 7), которые далеки от вида Эшольца, но обнаруживают большое сходство с C. proboscidea. Если бы C. globosa Гегенбаура были идентичны с одним из вышеупомянутых видов, он это несомненно отметил бы и не думал бы о виде Эшольца. Так как название C. globosa относится к форме южных морей, то тем более оснований гегенбауровскую C. globosa обозначить другим именем (proboscidea).

вообще, но и безотносительно к этим сравнениям, очень мелки. Как показано в первой главе этой работы, в этом отношении они занимают крайнее место среди медуз, так как зрелые яйца C. proboscidea имеют в поперечнике едва 0,024 мм. Те исследователи, которые находили Cunina с такими мелкими яйцами, предполагали, что они нашли не половозрелые формы, и поэтому не обращали на них внимания. Мелкие яйца этой медузы, если их изолировать из яичника, расщепив его, выглядят как округлые или овальные голые клетки (табл. XI, рис. 5, 6) с пузыревидным, относительно крупным, но бедным зернистым содержимым зародышевым пузырьком, в котором при изучении живого или обработанного полупроцентной осмиевой кислотой объекта всегда можно различить круглое зародышевое пятнышко; при применении уксусной кислоты (в 2% растворе) ядерный сок мутнеет, причем в нем становятся видны очень мелкие зерна и нитевидные фигуры. Такие яйца спонтанно откладываются в массе, причем я не мог наблюдать никаких изменений ядра, никакого образования направительных клеток. В яичнике находим большое количество яиц на разных стадиях развития, образующих многослойную подушечку; так же выглядят они у Cunina rubiginosa, и когда Геккель (см. выше) говорит, что у этого вида имеется лишь небольшое число крупных яиц, которые он видел один единственный раз, то для меня несомненно, что настоящих яиц он не наблюдал, а принял за таковые некоторые стадии эмбрионального развития.

Оба вида Cunina (proboscidea и rubiginosa), изученные мною в отношении их половых продуктов, раздельнополы. Семенники содержат бесчисленную массу мелких клеток и готовые семенные тельца с округлой, довольно большой головкой, маленькой средней частью и длинным жгутиком (табл. XII, рис. 10, *a*). Зрелые спермии соединяются в пакеты, имеющие форму снопа, которые лежат в различных направлениях рядом друг с другом и друг над другом. У C. proboscidea образование половых продуктов происходит на участке, простирающемся до краев желудочных карманов, где образуются многочисленные

складки, но не заходит на так называемые перониальные каналы.

Если рассматривать половую железу, например, незрелый яичник живой C. proboscidea, в оптическом разрезе (табл. XI, рис. 1), то видно густое скопление средней величины клеток, которые образуют несколько слоев от границы опорной пластинки до наружной поверхности эктодермального генитального утолщения. В то время как большинство клеток совершенно гомогенно и прозрачно, немногие среди них выделяются благодаря откладыванию в них мелких зернышек, причем нужно заметить, что такие содержащие зерна клетки обычно находятся вблизи опорной пластинки. При рассматривании сверху можно уже на живом животном изучить строение половых клеток, а именно их неправильные контуры и крупные содержащие нуклеолы ядра (табл. XI, рис. 2). На расщепленных в морской воде препаратах сразу же можно убедиться, что клетки производят энергичные амебоидные движения, которые большею частью осуществляются округлыми лапчатыми псевдоподиями (сходно с Amoeba spumosa Grub.). Рисунок 3, *a* — *d* (табл. XI) представляет собой четыре быстро следующие друг за другом стадии движения зернистой половой клетки. Несколько раз я наблюдал на таких клетках образование более длинных, но зато и более тонких протоплазматических выростов. Ближайшее исследование показывает, что подвижные половые клетки значительно мельче, чем описанные выше неподвижные яйца (рис. 3 и 5 табл. XI сделаны при одном увеличении); оно показывает, далее, что такие же клетки имеются и в мужских половых органах, наряду с мелкими семенными клетками и готовыми спермиями. Из этих фактов, а также из того обстоятельства, что я никогда не видел развитых мужских половых элементов в одном органе с настоящими яйцами, я делаю вывод, что подвижные половые клетки представляют собой нейтральные элементы, из которых у самок развиваются яйцевые клетки, у самцов — сперматобласты. Вполне естественно, что амебоидные клетки обнаруживают большее сходство с женскими

половыми продуктами, так как последние не претерпевают столь больших изменений.

При микроскопическом исследовании отрезанных участков крàя зонтика C. proboscidea у многих особей бросается в глаза наличие на студенистом веществе под мускульным слоем различного количества амебоидных клеток, которые часто очень активно двигаются. На первый взгляд такие клетки обнаруживают полное сходство с подвижными мезодермальными клетками из студня некоторых Acraspeda и Rhopalonema velatum, так что сначала я думал, что нашел новый пример такой ткани у Craspedota; только казалось странным, что в то время как у одних экземпляров Cunina эти клетки были многочисленны и бросались в глаза, у многих других особей, несмотря на все старания, не удавалось обнаружить ни одной амебоидной клетки от студня. Вопрос о происхождении этих клеток на живых животных не мог быть решен, так как при значительной величине даже самых мелких медуз невозможно наблюдать сколько-нибудь длительное время движение относительно мелких клеток. Я должен был поэтому прибегнуть к исследованию срезов (при этом части медуз обрабатывались пикриновой с серной кислотой, 70° и 90° спиртом и борным кармином, после этого открашивались, проводились через спирт, бергамотное масло или же парафин и затем резались). Как ни рискованно делать выводы об амебоидных элементах на основании изучения срезов, тем не менее я думаю, что в нашем случае наверняка может быть установлено, что своеобразные бродячие клетки происходят из половых органов и, прободая опорную пластинку, проникают даже в энтодерму. Рис. 7 (табл. XI) представляет собою участок среза, который прошел через складку желудочного кармана самца C. proboscidea; половая железа с ее различной величины клетками и массой спермиев резкой линией (опорная пластинка) отграничена от толстостенной энтодермы. В обоих слоях находим мы одинаковые клетки (*a* — *e*), в которых без труда можем узнать наши амебоидные половые клетки; от обычных энтодермальных клеток они отличаются в столь многих

отношениях, что не могут быть друг с другом спутаны. На других срезах (например, рис. 8) амебоидные клетки присутствуют в энтодерме (*d*, *e*) и в искусственно увеличенном промежуточном пространстве (рис. 8, *a* — *c*), которое отделяет энтодерму от эктодермы; последняя не имеет странствующих клеток.

На других срезах (рис. 9) видны такие амебоидные элементы, которые внедряются между обычными энтодермальными клетками. Так как эти клетки совершенно не соответствуют энтодермальным и, напротив, во всех отношениях сходны с эктодермальными подвижными половыми клетками, то картины срезов могут быть истолкованы только таким образом, что происходит внедрение амебоидных нейтральных половых клеток в энтодерму. Этот вывод подтверждается еще другими фактами, которые можно почерпнуть из изучения как живых медуз, так и обработанных полупроцентной осмиевой кислотой и окрашенных кармином Биля. Странствующие клетки, которые на живом животном гораздо лучше наблюдать в студне, чем в энтодерме (табл. XI, рис. 4), во всех отношениях сходны с описанными выше изолированными половыми клетками (рис. 3). Это такие же большие амебоидные клетки с мелкозернистым содержимым и большим прозрачным ядром с ядрышком. При рассмотрении участков энтодермы, предварительно обработанных осмиевой кислотой, окрашенных кармином Биля и заключенных в глицерин, находим, наряду с обычными энтодермальными элементами, амебоидные клетки, которые представляют собой внедрившихся пришельцев (табл. XI, рис. 28, *b*, *c*, рис. 37, *b* — *d*). Клеточное тело последних вообще меньше и темнее, чем энтодермальных клеток, и выделяется еще наличием зернистых включений. Снабженные большим ядрышком ядра выглядят более темно окрашенными, чем ядра энтодермы, для которых очень характерны два маленьких, бледных ядерных тельца. Так как между этими двумя столь различными клеточными формами не существует переходов и так как в обычной энтодерме не содержится таких амебоидных элементов, то их нахождение можно объяснить только внедрением извне.

Из всей суммы моих наблюдений над Cunina proboscidea можно сделать заключение, что у многих особей нейтральные амебоидные половые клетки мигрируют из мест, где они образуются, чтобы внедриться в энтодерму желудочных карманов, перониальных каналов и кольцевого канала, а также в студенистое вещество субумбреллы. Этот процесс имеет место как у неполовозрелых, так и у содержащих зрелые спермии самцов и у зрелых самок и стоит в связи, что я также хочу отметить, со спорогониальным размножением.[152] Чтобы проследить изменение эмигрантов, следует прежде всего исследовать находящиеся в студенистом веществе странствующие клетки, так как они изолированы и особенно благоприятны для наблюдений. Для этой цели вырезают небольшие кусочки крáя зонтика до начала перониального канала, кладут их на короткое время в полупроцентную осмиевую кислоту и исследуют со стороны субумбреллы или непосредственно в морской воде, или окрашивают предварительно кармином Биля с последующим заключением в глицерин. Странствующие клетки оказываются при этом зафиксированными в различных стадиях движения и снабженными разнообразными протоплазматическими выростами (табл. XI, рис. 10—12); последние во многих случаях коротки и тонки, в то время как в других случаях закруглены и более или менее расширены. С активными движениями, повидимому, связаны энергичные пищеварительные процессы, на что указывает отложение желтых включений во многих странствующих клетках (рис. 12, 13, 18, 19 и др.); кроме того, довольно часто можно наблюдать процессы деления, которые следует рассматривать как предшествующие спорогонии. Хотя процесс деления странствующих клеток нашей медузы отнюдь не относится к классическим примерам (как, например, процесс деления в тканях саламандры или тритона), тем не менее я считаю необходимым его рассмотреть несколько подробнее, так как совершенно такие же процессы часто происходят у медуз и других беспозвоночных. Я опишу наблюдавшиеся мною картины так, как они видны при применявшихся методах препаровки, имея в виду,

что полученные сведения о клеточном делении стали исключительно важным вспомогательным средством при эмбриологических исследованиях. Покоящееся ядро имеет форму округлого или овального пузырька, который под влиянием амебоидных изменений клеточной протоплазмы сам претерпевает некоторые изменения формы (табл. XI, рис. 10); в его содержимом имеется масса мельчайших зерен и, кроме них, центральное или эксцентрически расположенное округлое ядерное тельце (рис. 10—13). Первое изменение, которое следует рассматривать как подготовку к кариокинезу, состоит в соединении зернышек в более крупные удлиненные тельца, которые располагаются в разных направлениях; при этом ядерный сок становится значительно светлее, и лишь ядрышко сохраняет свои первоначальные свойства (рис. 14). Соединение бациллоподобных телец приводит к образованию удлиненных прямых или различным образом изогнутых хроматиновых нитей; при этом одновременно происходит еще более сильное просветление ядерного сока (рис. 15). После этого из соединившихся нитей образуется хроматиновая сеть, петли которой заполнены прозрачным клеточным соком (рис. 16); при дальнейшем объединении хроматина с ним, повидимому, сливается самостоятельный до тех пор nucleolus, так что образуется общая масса, концентрирующаяся в центре ядра и посылающая к его периферии радиальные выросты (рис. 17). Во время этой концентрации хроматина его плотность увеличивается, причем он уменьшается в объеме; таким путем возникает своеобразная, постоянно повторяющаяся колесообразная фигура с длинными прямыми или изогнутыми отростками (рис. 18). В остальном ядро все еще сохраняет свои прежние особенности: имеет форму круглого пузырька с отчетливым наружным контуром и заключает значительное количество совершенно прозрачного сока. После этого картина меняется, ядро принимает овальную форму и ставшая более компактной хроматиновая масса вытягивается в длину; при этом ее нитевидные выросты полностью или частично втягиваются (рис. 19). Постепенно плоская хроматиновая пластинка приобретает

форму перегородки, делящей ядро на 2 половинки, которые затем отходят друг от друга (рис. 20, 22).

Таким образом, исходное ядро делится на два дочерних ядра, которые снаружи сохраняют еще прежний контур, тогда как изнутри разграничиваются своеобразной волнистой линией, которая происходит из хроматиновой пластинки. Часть последней, повидимому, превращается в уплотненную массу, расположенную между дочерними ядрами, в то время как последние остаются совершенно прозрачными. Чем больше дочерние ядра отдаляются друг от друга, тем отчетливее выступает ахроматиновая фигура веретена, слагающаяся из относительно немногочисленных и очень нежных нитей (рис. 22); сами дочерние ядра изменяют при этом форму, образуя новые лопасти и частью втягивая старые; в нескольких случаях я наблюдал, что дочерние ядра совершенно распадались на мелкие сегменты, которые приобретали пузыревидную форму. На дальнейших стадиях лопастные выросты ядра более или менее втягиваются и последние приобретают округлую или овальную форму (рис. 23), напоминающую дефинитивную форму ядра; после этого контуры их еще больше выравниваются, так что получаются правильные овальные ядра (рис. 25), которые вместе с тем отличаются от нормальных покоящихся ядер прозрачным ядерным соком, отсутствием ядрышка и хроматиновых зерен. Хотя при исследовании делящихся странствующих клеток при указанных выше условиях и кажется, что хроматин в значительной части выходит из ядра и смешивается с содержимым клетки, тем не менее я далек от мысли это утверждать, поскольку я не пользовался никакими другими методами для того, чтобы проверить подобный вывод. Если я в процессе этого исследования руководствуюсь главным образом интересами эмбриологии, которая использует явления ядерного деления как вспомогательное средство, а именно применяю методы, которые соответствуют эмбриологическим целям, тем не менее я не могу воздержаться от замечания, что выдвигаемое в последнее время положение, что ядерный сок целиком переходит в ахроматиновое

веретено, в изложенных здесь фактах не находит подтверждения.* С другой стороны, я думаю, что мои наблюдения говорят за данные Вальдейера, согласно которым установленная ранее граница между «прямым» и «непрямым» ядерным делением не имеет достаточных оснований.[153]

В то время как ядро претерпевает описанные выше изменения, странствующая клетка еще долго сохраняет и свою внешнюю форму и способность образовывать псевдоподии (рис. 14—21). Лишь после того как дочерние ядра лопастной формы заметно отдалились друг от друга, клеточное тело удлиняется в направлении ядерного веретена (рис. 22), после чего оно перешнуровывается посредине (рис. 23). Когда клетка разделится на две дочерние, последние в течение некоторого времени остаются еще связанными друг с другом при помощи тонких плазматических нитей (рис. 24, 25).

Как часто ни приходилось наблюдать деление странствующих клеток, я всегда находил, что обе вновь возникшие клетки удаляются друг от друга более или менее далеко; они не остаются в такой связи друг с другом, которая характерна для двух первых клеток дробления. Соединение клеток, которое я наблюдал наряду с делением, затрагивало всегда странствующие клетки с покоящимися ядрами, в которых можно было различить мелкозернистое содержимое и ядрышко. Часто приходилось наблюдать две такие клетки, тесно соприкасающиеся друг с другом, причем одна из них выделяется активным образованием псевдоподий (рис. 27). Наряду с этим я находил другие пары, на которых можно было убедиться, что активная клетка обтекает свою более спокойную соседку (рис. 27); подобные явления можно наблюдать не только на странствующих клетках студня, но и на тех амебоидных клетках, которые проникают в энтодерму перониальных каналов (рис. 28, *a*). В большинстве случаев обтекание одной клетки другой клеткой происходит с одного полюса, иногда же наблюдаются исключения,

* Waldeyer. Ueber Karyokinese. Deutsche medicinische Wochenschrift, 1886, №№ 1—4.

когда обтекание происходит сразу по всей длине, так что активная клетка принимает лодкообразную форму. Тем или иным способом одна клетка попадает внутрь другой, которая при этом сохраняет амебоидную форму и подвижность (рис. 29).

Хотя я рассмотрел процесс соединения странствующих клеток сразу после их деления, тем не менее я не могу доказать, что оба процесса стоят во внутренней связи; вместе с тем кажется вероятным, что соединяющиеся клетки, которым предстоит важная роль, представляют собой дочерние клетки с окончательно сформировавшимися ядрами. Можно предположить, что спорогония начинается делением странствующих клеток. Твердо установлено, что в начале процесса спорогонии происходит поглощение одной клетки другой клеткой, как это описано выше. Облегающая клетка служит при этом защитным образованием и играет одновременно роль питающей клетки для той, которая заключена в ней; последнюю же можно рассматривать как спору. Наряду с небольшими защитными клетками, которые заключали внутри себя одну единственную овальную клетку (рис. 29), я находил другие с двумя и бо́льшим числом заключенных внутрь клеток. Хотя я наблюдал довольно много подобных стадий, тем не менее мне ни разу не удалось захватить спору в момент деления, так что я лишь из косвенных соображений заключаю, что они действительно размножаются, причем сначала дают две клетки (рис. 30); последние или непосредственно соприкасаются, или же несколько отдаляются друг от друга.

Реже я находил эмбрионов с тремя клетками (рис. 37, *а*), причем одна была почти в два раза больше двух остальных; хотя на этой стадии наблюдались лишь покоящиеся ядра, тем не менее я считаю возможным определенно утверждать, что две более мелкие клетки произошли путем деления одной более крупной. На следующих стадиях развития (рис. 31) различаем четыре клетки, которые тесно прилежат друг к другу и образуют правильную крестообразную фигуру; это совершенно постоянное положение их указывает не только на происхождение клеток, но и на то, что деление происходило в одной

плоскости, которая под прямым углом пересекает плоскость первого деления, что процесс, следовательно, совпадает с двумя первыми делениями при дроблении яйца медуз. Труднее составить представление о последующих стадиях деления, так как здесь постоянного и закономерного расположения больше не наблюдается. Я находил часто эмбрионов с восемью (рис. 32), двенадцатью (рис. 33) бластомерами и более, которые образуют плотную кучку и в некоторых случаях обнаруживают почти радиальное расположение (рис. 33). При сравнении разных эмбриональных стадий, несмотря на индивидуальные различия в величине, в целом по ходу развития имеет место значительное увеличение объема как всего эмбриона, так и его отдельных частей. Это наиболее отчетливо можно констатировать на питающей защитной клетке, так как и она сама и ее ядро становятся значительно больше.

Описанные процессы можно проследить как на странствующих клетках студня, так и на таковых из стенки гастроваскулярной системы, а именно perониальных каналов. У первых развитие вскоре останавливается, вероятно из-за недостатка питательных материалов, тогда как в стенках перониальных каналов и желудочных карманов оно безостановочно продолжается дальше. Это объясняет нам своеобразный на первый взгляд процесс миграции амебоидных половых клеток в энтодермальную выстилку, причем некоторая часть этих элементов проникает в прилежащие участки студенистого вещества. На энергичный процесс питания указывает отложение иногда многочисленных желтых включений, которые видны исключительно в защитной клетке (рис. 28, 37, *a*).

При дальнейшем увеличении числа эмбриональных клеток возникает стадия, имеющая вид ягоды ежевики; клетки в последующем распределяются в два слоя (рис. 34). Эта дифференцировка совершается постепенно; она ближе всего примыкает ко вторичной деляминации при эмбриональном развитии медуз и гидроидных полипов; какую-либо гаструлоподобную стадию, несмотря на усиленные поиски, обнаружить не удалось.

В качестве специальной особенности эмбрионов Cunina proboscidea следует отметить тот факт, что с первого момента образования зародышевых листков эктодерма во многих точках оказывается двуслойной, так что не только плотная энтодерма, но также и эктодерма обнаруживает паренхимный характер распределения клеток. В это время защитная клетка становится довольно большой; протоплазматической частью, расположенной над ядром, она прикрепляется к энтодермальной стенке, в то время как остальное тело в виде тонкой оболочки полностью окружает эмбрион. Рост обоих зародышевых листков протекает довольно равномерно, причем эмбрион сохраняет еще свои главные черты. На рис. 35 изображена стадия развития, в которой впервые мне удалось наблюдать изменения ядер, связанные с началом деления и обнаруживаемые как в экто-, так и в энтодерме. Происходящую из защитной клетки нежную обкладку с этого момента уже не удается обнаружить, так что эмбрион лишь одним концом сохраняет связь с защитной клеткой, при помощи которой прикрепляется к энтодермальной стенке. Ставший между тем большим, эмбрион не может дальше оставаться спрятанным в толще стенки; он проникает в гастроваскулярную полость, оставаясь прикрепленным лишь к одной точке (рис. 36). Так как эктодермальные клетки покрываются ресничками, то эмбрионы не могут дальше оставаться прикрепленными, они совершенно отделяются и лишь свободно прилежат к внутренней стенке энтодермальной полости; многие из них при этом уплывают и проникают в кольцевой канал, который часто совершенно заполнен ими.

Ставшие свободными эмбрионы имеют вид сплющенных шариков с отчетливо выраженными зародышевыми листками, из которых наружный значительно толще; в центре энтодермы возникает небольшая полость, которая сначала совершенно замкнута (табл. XII, рис. 1). На поверхности эктодермы можно заметить шаровидные стрекательные капсулы, сгруппированные в два или большее количество скоплений, которые соответствуют тем местам, где позже образуются щупальца.

По мере дальнейшего роста линзообразного эмбриона энтодермальная полость приобретает значительно бо́льшие размеры, тогда как сама энтодерма превращается в тонкий слой плоских эпителиальных клеток (рис. 2, 12).

Путем разрастания слоя энтодермы в центре нижней поверхности эмбриона прорывается ротовое отверстие, окруженное валиком, на котором энтодерма заметно утолщена. На дальнейших стадиях дисковидная личинка медузы значительно увеличивается; к двум первым группам стрекательных капсул присоединяются еще две или в некоторых случаях три новые; на этих местах вырастают маленькие рудименты щупалец, типичное число которых — четыре (рис. 3). Как ни мало развиты эти органы, тем не менее в построении их участвуют уже оба зародышевых листка (рис. 14); внутрь эктодермального бугорка врастает энтодермальное впячивание, которое образует небольшую полость; вскоре, однако, эта полость исчезает, и энтодерма принимает характерную хрящевидную структуру, а клетки ее располагаются в один ряд (рис. 14).

Эктодерма остается в целом много тоньше энтодермы и покрывается длинными ресничками (рис. 4). На такой ранней стадии на аборальном полюсе начинается почкование, причем оба зародышевых листка образуют выпячивание в форме бугорка (рис. 2, 4, 13); у основания почки образуется впячивание, благодаря которому в конце концов она окончательно отшнуровывается и отделяется. Таким путем возникают новые двуслойные эмбрионы, которые во всех отношениях сходны с теми, которые развились из спор; так как такие почки находятся на личинках медуз разного возраста, из этого можно заключить, что одна и та же личинка способна дать несколько почек, не стоящих ни в какой связи друг с другом (как у Cunina rubiginosa), но отделяющихся от материнской особи по одиночке. С ростом рудиментов щупалец выступает еще одно важное новообразование: кроме щупалец, образуется кольцевой контур (рис. 3), который отделяет верхний диск от личиночного тела; при изучении срезов выясняется, что этот контур соответ-

ствует кольцевому эктодермальному валику, из которого происходят край диска и velum (рис. 14, *sv*). Таким образом, мы видим, что личинки Cunina состоят из двух резко друг от друга отграниченных отделов: из верхнего диска с рудиментами щупалец и иногда с почкою в центре и из пузыревидного остального тела с ротовым отверстием в середине овальной поверхности. Это различие на дальнейших стадиях становится еще более резко выраженным, тем более, что это имеет такой вид, будто дисковидный зачаток медузы сидит на шаровидном основании, как посторонний организм (рис. 5).

При ближайшем рассмотрении аборального диска по периферии зачатка кра́я диска и дальше ближе к центру в большинстве случаев видны четыре, реже пять или даже шесть (как на рис. 5) рудиментарных щупалец, между которыми выступают бугорочки зачатков краевых телец. Число последних подвержено значительным индивидуальным колебаниям; так, во многих случаях наблюдается лишь одно тельце между двумя щупальцами, в то время как другие сегменты той же личинки обнаруживают по три одинаково развитых тельца. Примеры, когда в каждом сегменте имеется одинаковое количество краевых телец (как, например, на рис. 5), представляют скорее исключение из правила. Сами зачатки обнаруживают несомненное сходство с рудиментами щупалец и слагаются сначала из обоих листков, но отличаются от них тем не менее с первого же взгляда отсутствием стрекательных капсул. Уже на ранних стадиях в апикальных энтодермальных клетках краевых телец можно обнаружить выделение мелких известковых конкреций.

В процессе дальнейшего развития аборальный диск постепенно увеличивается в размерах, так что перерастает нижнюю часть личинки, последняя же изменяет свою первоначально пузыревидную форму и становится более плоской (рис. 6). При этом оказывается, что нижняя часть личинки образует нижнюю стенку желудка и половые органы, тогда как дисковидный зачаток дает верхнюю крышку так называемого диска зонтика (Гертвиг), а также валик зонтика и velum. Эктодерма особенно

утолщена в области нижней стенки желудка и представляет собой половой зачаток, одетый снаружи жгутиковым эпителием, состоящим из нескольких слоев клеток (рис. 15). Энтодерма, напротив, много тоньше, особенно в той части ее, которая образует нижнюю стенку желудка. При разрастании края диска собственно край зонтика дифференцируется более отчетливо от зачатка velum, в котором находим опорную пластинку между обоими слоями эктодермы; от стенки просто устроенного линзообразного энтодермального мешка в краевую часть зонтика отходит однослойное продолжение, образующее энтодермальную пластинку (рис. 16).

В это время в аборальной части молодой Cunina между обоими зародышевыми листками происходит выделение студенистого вещества, которое сначала появляется как очень тонкий слой, а затем заметно утолщается. Тогда как на срезах только что описанной, как и несколько более ранних стадий зародышевые листки обнаруживают их первоначальное строение на препаратах из придавленных объектов (после предварительной обработки осмиевой кислотой и кармином Биля) обнаруживаются некоторые шаги в направлении дальнейшей дифференцировки. На пузыревидной стадии с не выдающимся ее зачатком диска и с заложенными, но еще не сформировавшимися краевыми тельцами, я мог обнаружить начало образования как мускулов, так и нервной ткани. В веретеновидных эктодермальных клетках зачатка velum появляются первые мускульные фибриллы, по одной на каждую клетку (рис. 18); при расщеплении утолщенной части краевого валика я мог на этих же стадиях отличить округлые, веретеновидные и полигональные эктодермальные клетки от соседних элементов и наблюдать на них более или менее длинные протоплазматические выросты (рис. 19). Как положение, так и другие особенности показывают, что речь идет о первых нервных элементах с еще слабо развитыми нервными волокнами. Наряду с клетками с развитыми у них отростками наблюдались другие, в остальном совершенно сходные элементы, которые, однако, еще не имели

отростков. При сравнении таких стадий с более развитыми состояниями сложилось впечатление, что образование первых волокон не направляется общими клеточными связями, что постулирует теория братьев Гертвигов.* На стадии с начавшимся образованием студенистого вещества (рис. 16) число нервных волокон было уже большим и длина их более значительной (рис. 20), хотя общий нервный тяж еще и не образовался.

Тело личинки далее продолжает уплощаться, краевая часть зонтика разрастается, количество образовавшегося студенистого вещества увеличивается и личинки превращаются в молодую медузу, которая, сильно сокращаясь, покидает тело матери и начинает плавать как самостоятельное существо. Животное, имеющее пять миллиметров в диаметре и около одного миллиметра в высоту, уже с первого взгляда резко отличается от Cunina proboscidea. Тело не является плоскоконическим, как у последней, но скорее имеет форму часового стекла; резкая граница между диском зонтика и краем зонтика отсутствует (рис. 7, 8). Край зонтика на некотором расстоянии от периферии несет четыре рудиментарных щупальца, останавливающихся на ранней стадии развития и совсем не видимых без увеличения. Более отчетливо выступают краевые тельца, число которых, как у разных особей, так и в разных сегментах одного и того же животного, подвержено значительным колебаниям. Я находил экземпляры с 12—16 краевыми тельцами. Они располагаются на бугорках, поверхность которых покрыта длинными ресничками, и представляют собой удлиненные эктодермальные трубоки с внутренней энтодермальной осью, клетки которой выделяют иногда очень значительное количество кристаллических включений (рис. 11). Velum довольно широк и очень подвижен. Эктодерма на поверхности зонтика очень тонка, она утолщается зато по краю зонтика, где заключает, повидимому, нервное кольцо (рис. 21); так как мне не удалось рассмотреть последнее достаточно отчетливо на срезах, то я не могу

* Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878, стр. 170.

сказать, является ли оно двойным, как это установили О. и Р. Гертвиги для взрослых C. proboscidea. Эктодерма субумбреллы утончена, затем она внезапно утолщается, образуя кольцевые половые органы (рис. 7, *ov*); вблизи ротового отверстия половое кольцо кончается и вновь начинается тонкий слой эктодермы. Энтодерма вышедшей медузы состоит из простого линзообразно сплющенного мешка, от которого не отходит ни желудочных карманов, ни перониальных каналов; кольцевой канал также отсутствует. Из периферических частей энтодермы имеется только энтодермальная пластинка, которая лежит под эктодермою всего диска зонтика и отчетливо видна на срезах (рис. 17, *el*).

Готовые к выходу медузы уже совершенно половозрелы. Полы всегда раздельны, яичники, однако, выглядят совершенно так же, как семенники, и представляют собой кольцевидное эктодермальное утолщение нижней стороны желудка. Яйца (рис. 9, 17) лежат в несколько слоев и во всех отношениях сходны с описанными выше яйцевыми клетками первого поколения C. proboscidea; они так же малы (0,024 мм в поперечнике), состоят из прозрачного содержимого и пузыревидного, снабженного ядрышком, ядра. Хотя они откладываются массами, тем не менее я не мог обнаружить ни выталкивания направительных клеток, ни каких-либо дальнейших процессов развития. Спермии образуются из массы находящихся в семеннике мелких клеток и располагаются различно направленными сноповидными пучками, при выходе из которых имеют головки меньших размеров (рис. 10,*b*), чем и отличаются от спермиев первой генерации.

Вышедшие и описанные выше медузы жили у меня неделями, не изменяясь дальше и не обнаруживая дальнейшего развития яиц.

Если сравнить возникшее путем спорогонии и почкования поколение медуз с настоящими Cunina proboscidea, то между ними обнаруживаются столь существенные различия, что они, если следовать подразделениям Геккеля, должны быть

отнесены к двум разным семействам. Основное поколение C. proboscidea представляет собой настоящую Cunanthidae с желудочными карманами, перониальными канальцами и кольцевым каналом с «отопорпами»[154] и сложными половыми органами, тогда как второе, из спор или почек возникшее поколение обладает простым желудочным мешком, кольцевой гонадой и не имеет «отопорпов», т. е. обнаруживает признаки семейства Solmaridae.

Против взгляда, что это второе поколение представляет собой просто половозрелую личинку, которая затем превратится в обычную C. proboscidea, говорит прежде всего весьма различное строение краевых телец: у основного поколения они не являются дифференцированными, как это должно было бы быть, согласно изложенному предположению, но, напротив, оказываются просто устроенными и содержат обычно лишь три кристалла,* в то время как краевые тельца Solmaridae-подобного поколения имеют их гораздо большее количество.

Кроме того, молодые медузы первой генерации, которые не крупнее вышедших Solmaridae-подобных C. proboscidea, оказываются ** во всех отношениях типичными Cunanthidae с «отопорпами» и гастроваскулярной системой. Остается, следовательно, лишь одно предположение, что в цикле развития C. proboscidea встречаются две половые генерации, из которых одна построена, за исключением краевых телец, значительно сложнее, чем вторая, возникающая из спор и почек.

Вопрос о том, что делается с медузами, развивающимися из яиц обеих генераций, может быть решен лишь дальнейшими исследованиями.[155]

---

* Рисунок такого краевого тельца имеется в нашей цитированной выше работе на русском языке, табл. VI, рис. 3, так же как и в Medusologische Mittheilungen, рис. 35, на которые я и ссылаюсь.

** O. и P. Гертвиги (Organismus d. Medusen, стр. 17) описывают один экземпляр C. lativentris (C. proboscidea) 5 мм в диаметре.

Среди описанных до сих пор «внутренних почек» у Aeginidae таковые у Cunina prolifera Geg* обнаруживают очень большое сходство со спорогониальными эмбрионами и их почками у C. proboscidea; я считал бы их идентичными, если бы родительская форма не отличалась столь отчетливо от первого поколения C. proboscidea: так, у C. (Aegineta) prolifera, по Гегенбауру,** «студенистое вещество довольно твердое», в то время как его мягкая консистенция относится к наиболее характерным признакам C. proboscidea. Одновременное возникновение четырех рудиментарных щупалец и отчетливая граница между диском и подушкообразным основанием полностью напоминают описанные выше для C. proboscidea отношения; только та поверхность, которую Гегенбаур считает оральной, должна быть обозначена как аборальная, а образование, принимаемое им за ротовое отверстие, является местом, от которого отделилась аборальная почка. Если пожелать во что бы то ни стало идентифицировать «почки» C. prolifera со спорогониальными эмбрионами их наружными почками, то это возможно лишь при допущении, что в случае Гегенбаура молодь C. proboscidea развивается в желудке другого вида. Что такие случаи вообще возможны, подтверждает сделанное мною наблюдение, когда в гастроваскулярной полости Polyxenia albescens паразитировал целый «рой» эмбрионов и почек Cunina rubiginosa. О генетической связи обеих форм не приходилось при этом и думать. Если признание идентичности C. prolifera с C. proboscidea наталкивается на затруднения, то часто высказываемое мнение, что Aegineta gemmifera Kef. Ehl. идентична с первым из упомянутых выше видов, совершенно неприемлемо. Особенности как взрослых форм, так и внутренних эмбрионов*** указывают на то, что A. gemmifera представляет собой не что иное, как Eurystoma rubiginosum Köll., т. е. Cunina rubiginosa (или rhodo-

* Zur Lehre vom Generationswechsel, стр. 56 и сл., табл. 2.

** Zeitschr. f. wiss. Zool., т. VIII [1857], стр. 262.

*** Keferstein u. Ehlers. Zoologische Beiträge, стр. 93, табл. XIV, рис. 10, 11.

dactyla Häck.). Наблюдавшееся у этой медузы Келликером, Кеферштейном, Элерсом и мною развитие потомства основано, повидимому, тоже на спорогонии, которая отличается тем, что новое поколение всеми основными чертами организации соответствует материнскому и что, следовательно, здесь нет выраженного диморфизма. Развивающиеся из спор или почек особи отличаются, может быть, только иным числом сегментов (подчиненное значение этого уже было показано мною выше), в то время как в отношении полосок стрекательных клеток и гастроваскулярной системы они одинаковы с материнским животным.

Так как новые поколения не обнаруживают раннего полового созревания, которое мы наблюдали у Solmaridae-подобной формы C. proboscidea, и достигают полного развития внутренней организации, наиболее вероятно объяснять примитивное строение последней остановкой развития в результате преждевременного полового созревания. C. Köllikeri F. Müll. напоминает C. rubiginosa, у которой тоже достигается полная степень дифференцировки и которая в отношении развития щупалец также совпадает с C. rubiginosa.

Следует рассматривать по аналогии, как продукты спорогонии, своеобразных паразитирующих в Geryonia proboscidalis личинок Cunina.* С этой точки зрения можно особые гигантские клетки сравнивать с защитными клетками спорогониальных эмбрионов C. proboscidea. В обоих случаях имеем амебоидную клетку с большим ядром, тесно связанную с собственно эмбрионом и функционирующую для последнего как орган прикрепления и одновременно питания. В то время как у C. proboscidea одномоментно образуется только одна, у C. rubiginosa — две или три аборальные почки, у C. parasitica (так предварительно назовем медузу, паразитирующую у Geryonia) возникает столон, густо покрытый почками.

В связи с этим усиленным почкованием стоит тот факт, что возникшее из спор поколение не только не достигает ранней

* См. об этом в цитированной выше работе Ульянина и в моей работе в Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVI, стр. 437, табл. XXVIII, рис. 7—16.

половой дифференцировки, как у C. proboscidea, но остается на еще более низкой ступени развития. Этим также объясняется, почему возникшие из спор особи (так называемые полипы) не идентичны с теми, которые развились из почек, как у C. proboscidea и C. rubiginosa, но резко отличаются друг от друга. Как показано было мною в другом месте,* образовавшиеся из почек медузы C. parasitica обнаруживают редукцию перониальных каналов и кольцевого канала, так что в этом отношении они занимают промежуточную ступень между вполне развитыми Cunina и Solmaridae-подобными формами C. proboscidea. Что представляет собой спорообразующее поколение C. parasitica — в настоящее время совершенно неизвестно; если бы оно обладало вполне сформированным гастроваскулярным аппаратом, то мы имели бы у этой медузы триморфизм со следующими поколениями: 1) настоящая Cunina, 2) почкующаяся «полипоидная» форма и 3) Cunina-подобная медуза с полосками стрекательных клеток, но без перониального и кольцевого каналов.

Если спорогония у четырех упомянутых выше видов (C. proboscidea, rubiginosa, Köllikeri, parasitica) может считаться с несомненностью установленной, то в отношении C. octonaria McCrady этого нельзя утверждать с такой же определенностью. Поэтому только с некоторой долей вероятности можно предполагать, что паразитирующие в полости зонтика Turritopsis nutricola личинки Cunina представляют собой результат спорогониального размножения.

Это же следует распространить на похожего паразита, которого я однажды (апрель 1883 г., Мессина) нашел в полости зонтика Rhopalonema velatum. Он представлял собой личиночное тело, прикреплялся к субумбрелле хозяина при помощи трех заканчивающихся присосками щупалец и имел шесть почек, находящихся на разных стадиях развития. Наиболее молодые имели вид округленного выпячивания обоих зародышевых лист-

* См. цитир. выше Medusologische Mittheilungen, стр. 252.

ков с коническим зачатком хобота, который потом развивается в длинную сосательную трубку, сходно с личинками, описанными Крэди. Собственно тело почки превращается на позднейших стадиях в диск медузы с десятью короткими щупальцами, вдвое бо́льшим числом краевых телец, полосками стрекательных клеток и вполне развитой гастроваскулярной системой (с перониальными и кольцевым каналами). Паразит Rhopalonema представляет собой связующее звено между почками Cunina rubiginosa, у которой почкующаяся личинка совершенно сходна с вновь образованными особями, причем те и другие являются типичными Cunanthidae, и почкованием у C. parasitica, у которой пролиферирующий «полип» существенно отличается от почек, обладающих несовершенной гастроваскулярной системой.

Пересматривая формы размножения различных Cunina, мы видим целый ряд разнообразных приспособлений для увеличения плодовитости. Возникает аборальное почкование у личинок, и происходит преждевременное половое созревание, подавляющее более или менее полностью дефинитивное развитие некоторых органов. Незрелые половые клетки приобретают способность в качестве спор давать новое поколение и с этой целью покидают место своего возникновения и внедряются в энтодерму для лучшего питания. Если эти миграции напоминают перемещение зародышевых клеток, которые Клейненберг и Вейсман нашли у гидроидов, то сама спорогония Cunina находит аналогию скорее в типах червей и членистоногих, среди животных, которые также обнаруживают повышенную плодовитость. Похожую спорогонию находим у метагенетических трематод, где образующие церкарий зародышевые клетки тоже следует рассматривать как недифференцированные половые клетки. Аналогия простирается даже на строение спорогониальных эмбрионов, которые у сосальщиков, как это было указано выше для C. proboscidea, обладают одной крупной клеткой, прилегающей к другим эмбриональным клеткам. Облекает ли последняя и у сосальщиков собственно эмбриона и возникает

ли она самостоятельно из зародышевой клетки, в настоящее время еще нельзя утверждать определенно; во всяком случае данные Шварце,* согласно которым эти клетки образуются лишь позже путем выхождения одной из клеток дробления на поверхность эмбриона, по меньшей мере, не доказаны.

Известную аналогию со спорогонией Cunina можем мы далее увидеть в педогенезе личинок Miastor, поскольку и здесь зародышевые клетки образуются из зачатка половых органов. Лишь в типе Coelenterata спорогония Cunina стоит еще совершенно изолированно.

* Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XLIII, 1885, стр. 49, рис 2.



Седьмая глава

ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ

К истории учения о зародышевых листках. — Гипотезы о происхождении Metazoa.— Генеалогическое значение трех первых стадий дробления.— Образование энтодермы.— Замечания о теориях гастреи, планулы и плакулы.— Формулировка теории фагоцителлы.— Ответ на некоторые возражения.— Родство фагоцителлы с Turbellaria Acoela.— Замечания по поводу теории щелевидного бластопора.— К генеалогии порошицы.— Генеалогические [соображения] об образовании мезодермы

Некоторые выводы, дающие первые принципы современной сравнительной эмбриологии, относятся еще к первой четверти нашего столетия. Так, натурфилософской школой в Германии было высказано положение: «Evolutionem, quam prima aetate quod subit animal, evolutioni, quam in animalium serie observandam putant, respondere».[156]

Бэр* высказался против этого вывода, когда он утверждал, что эмбриональные стадии животных не могут быть сравниваемы с другими взрослыми формами, но только с их эмбрионами. В конце концов, однако, он был вынужден и сам признать, что различие между двумя взглядами не столь уж велико, как это кажется сначала.

Значительный шаг вперед был сделан Л. Агассицем, когда он установил параллелизм между эмбриональными стадиями

* Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere, ч. 1, 1828, Scholion V, стр. 199 и сл.[157]

современных животных и главными ступенями геологической истории животного мира, но он не сумел из этой истины сделать правильных выводов.

В то время как, с одной стороны, искали сходства между эмбриональными состояниями животных и взрослыми формами, а с другой — устанавливали такие же сходства эмбрионов с вымершими формами, Гексли в 1849 г. провел сравнение между зародышевыми листками позвоночных и главными слоями тела кишечнополостных, которые он назвал эктодермой и энтодермой.

Эта мысль в Англии не только не осталась незамеченной, но была популяризирована и дальше обобщена Гербертом Спенсером в одном из его прекрасных трактатов «О социальном организме».* Английский философ писал: «Во всем животном царстве, начиная с Coelenterata, первый фазис развития один и тот же. В зародыше полипа, равно как и в человеческом яйце, масса клеточек, из которых должно образоваться живое существо, отличается периферическим слоем клеточек, слегка различествующих от остальных клеток, которые этот слой окружают; впоследствии он разделяется на два слоя: внутренний, находящийся в прикосновении с желтком и называемый слизистым слоем, и наружный, подвергающийся окружающим влияниям и называемый серозным слоем, или, говоря словами профессора Гексли, употребляемыми им при описании процесса развития Hydrozoa, образуется ectoderm и entoderm. Это первобытное разделение обозначает основное различие частей в будущем организме». В дальнейшем изложении следует установление аналогий эктодермы с высшими слоями человеческого общества, энтодермы — с низшими слоями и среднего листка — с третьим сословием.[159]

В Германии учение Гексли долгое время не находило приверженцев, что было связано с известной реакцией, имевшей

* Впервые было опубликовано в январе 1860 г. в Westminster Review. За отсутствием оригинала цитирую по русскому переводу.[158]

здесь место против общего применения учения о зародышевых листках и нашедшей свое наивысшее выражение в эмбриологии двукрылых Вейсмана.[160] Подобное направление вполне соответствовало господствовавшей в то время теории типов, согласно которой все морфологические сравнения возможны лишь в пределах одного и того же типа животных.

В то время как в течение долгого периода, при установлении сходств между животными в их анатомии и стадиях развития видели выражение общего плана, который понимали в чисто идеалистическом (ideale) смысле,[161] в позднейшие десятилетия вместе с Дарвином узнали, что в основе этих сходств лежит генеалогическое родство. Дарвин особенно подчеркивал, что эмбрион, менее измененный, чем взрослое животное, позволяет судить о строении предков и что сходство зародышей указывает на общее происхождение взрослых стадий. Он старался эти общие эмбриологические закономерности подтвердить конкретными примерами; при этом Дарвин объяснял наблюдавшиеся исключения изменениями хода развития, происходящими благодаря приспособлениям ранних стадий и их наследованию. Дарвин пришел к выводу, что установленный Агассицем параллелизм возник благодаря генеалогическому родству животных, что этот параллелизм проявляется только тогда, когда не происходит каких-либо затемняющих вторичных изменений в ходе развития.

В замечательной работе Фрица Мюллера «За Дарвина» эмбриологические принципы Дарвина были не только развиты дальше дедуктивным путем, но на отдельных конкретных примерах, взятых из эмбриологии и истории развития низших организмов, углублены и аналитически.

Вместе с тем им было показано, как следует обрабатывать сравнительно-эмбриологические данные. Ф. Мюллер настойчиво подчеркивает, что история развития только тогда повторяет генеалогический путь, когда потомки на пути к родительской форме не отклоняются рано или поздно, а проходят этот путь без уклонений, «но тогда, вместо того, чтобы остановиться, идут

еще дальше». «В короткий промежуток времени нескольких недель или месяцев сменяющиеся формы эмбрионов и личинок дают нам более или менее верную картину тех изменений, благодаря которым в течение бесчисленных тысячелетий вид достиг своего настоящего состояния» («За Дарвина», стр. 76).

В соответствии с мыслями Дарвина об изменениях в ходе развития Ф. Мюллер выдвигает следующий тезис: «Историческое свидетельство, сохранившееся в истории развития, понемногу *стирается* вследствие того, что развитие принимает все более прямой путь от яйца к окончательной форме животного; оно часто *искажается* борьбой за существование, которую должны вести свободноплавающие личинки» (стр. 77).[162]

После появления пролагающей новые пути работы Ф. Мюллера и отчасти под ее влиянием началась интенсивная разработка фактической стороны эмбриологии животных, причем низшие животные изучались в большей степени, чем высшие позвоночные.[163] Совершенно независимо от этого направления Келликер в 1865 г. (во второй части своих «Icones histologicae», 90) пришел к выводам, которые в основном совпадают со взглядами Гексли. «Как бы то ни было,— пишет он в конце своего сообщения,— во всяком случае соответствие в строении гидроида и молодого зародыша позвоночных очень бросается в глаза, и, несомненно, дальнейшее изучение этого вопроса, сопровождающееся исследованием строения и гистологии развития многих животных, приведет к нахождению простого закона развития». Эти дальнейшие исследования не заставили себя долго ждать. Несколько забытое в отношении беспозвоночных учение о зародышевых листках было вновь воспринято и обогащено множеством новых фактов, так что скоро оно стало основой нового направления в эмбриологии. Важнейший толчок этому дало создавшее эпоху открытие Ковалевским * развития ланцет-

* История развития ланцетника (Amphioxus lanceolatus). Магистерская диссертация на русском языке в 1865 г. и Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Sciences de St.-Pétersbourg, [т. XI, № 4], 1867.

ника: в эмбриологии этого животного были найдены явления, которые объединяли развитие позвоночных и беспозвоночных животных. После того как Ковалевский открыл двуслойную, покрытую ресничками личинку ланцетника, он начал искать аналогичные формы развития у других животных, причем ему удалось установить большое количество очень ценных фактов.

В то время как усилия этого рода исследователей сосредоточились вокруг нахождения основных стадий эмбрионального развития, которые могли быть поставлены в параллель с явлениями развития у ланцетника и преимущественно относились к низшим животным с просто устроенными личинками, я обратился к разработке эмбриональных процессов высших беспозвоночных с намерением установить и у них учение о зародышевых листках. Сначала я исследовал эмбриологию Sepiola,* у которой нашел два зародышевых листка и проследил их участие в образовании органов. Среди членистоногих мне не удалось с достаточной ясностью обнаружить зародышевые листки у насекомых; зато я нашел их у высших ракообразных** (Nebalia) и скорпиона.*** У последнего я сначала (1866) нашел

---

* История развития Sepiola. Диссертация на русском языке, 1867 г. Извлечение дано Клапарэдом в Archives des Sciences physiques et naturelles, 1867. Сравнить с появившейся в 1874 г., Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXIV, работой Гренахера о развитии головоногих, которая написана еще в прежнем направлении и в которой нет и речи о зародышевых листках.

** История развития Nebalia. Диссертация на русском языке, 1868.

*** Entwicklungsgeschichtliche Beiträge, 1868. Mélanges biologiques de l'Acad. Sciences de St.-Pétersbourg. Против зародышевых листков у скорпиона очень решительно выступил Ганин в 1867 г. в своей русской диссертации об эмбриологии скорпиона и в Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XX, 1870, стр. 518. Когда Ковалевский (Embryol. Studien über Würmer u. Arthropoden, 1871, стр. 5) утверждает, что Ганин сделал «положительные наблюдения, что нервная система возникает из верхнего клеточного слоя», то это основано на недоразумении, потому что упомянутый исследователь выводит нервную систему скорпиона непосредственно из зародышевой полоски и не допускает дифференцировки на клеточные слои. Также неверно, когда Ковалевский приписывает Ганину открытие кишечно-железистого листка.

только два листка, после чего вскоре (1868) обнаружил и третий. Проведенные мною наблюдения показали, что у скорпиона верхний листок дает нервные клетки центральных органов, средний расщепляется на два листка с образованием сегментов, причем полость тела возникает путем соединения полостей отдельных сегментов и что, далее, нижний зародышевый листок оказывается кишечно-железистым. Эти факты позволили мне в 1869 г. притти к заключению,* что «три листка зародыша скорпиона вполне соответствуют трем ремаковским листкам позвоночных животных». При этом меня не удерживало от этого вывода и то обстоятельство, что, как мне казалось, нервные волокна возникают не из верхнего, а из среднего листка. Подобный путь образования периферической нервной системы считался в то время правилом и для позвоночных животных.[164]

Таким образом, для того чтобы получить достаточный фактический материал, сравнительно-эмбриологические исследования проводились с двух сторон. Лишь после того как я проследил в общих чертах зародышевые листки скорпиона, Ковалевский** начал свои исследования по эмбриологии Oligochaeta и насе-

* В реферате в Журн. Мин. нар. просв., апрель 1869, стр. 179. Неверно, когда Ковалевский (Studien über Würmer und Arthropoden, стр. 1), основываясь на этом моем высказывании, приписывает мне взгляд, как будто бы я не допускаю «никакого сравнения между зародышевыми листками позвоночных и беспозвоночных».

** Embryol. Studien an Würmer u. Arthropoden. Mém. de l'Acad. Sciences de S.-Pétersbourg, т. XVI, № 12, 1871. Ковалевский пишет на стр. 5: «Зародышевые листки, которые я принимаю, имеют только то общее с описанными Мечниковым, что они зародышевые листки». Несправедливость этого резкого выражения вытекает из сравнения наших данных; в последнее время Ковалевский сам исследовал развитие скорпиона и убедился, что описанные мною зародышевые листки совершенно совпадают с его описанием. Если раньше нижний листок насекомых он не сравнивал с кишечно-слизистым листком позвоночных и, следовательно, также скорпиона, то эти взгляды им давно оставлены. Я должен приписать неправильному освещению моих данных со стороны Ковалевского то обстоятельство, что мое участие в вопросе о зародышевых листках обычно совершенно игнорируется.

комых, в процессе которых он обнаружил те же три листка и подробно проследил их судьбу. Обновленное учение о зародышевых листках у беспозвоночных получило прочный фундамент; возникло новое сравнительно-эмбриологическое направление, разрабатываемое главным образом немецкими и русскими исследователями.[165]

Понятие зародышевых листков заимствовано из эмбриологии высших животных и перенесено затем на беспозвоночных; благодаря этому антигенеалогическому методу возник ряд недостатков, которые даже и до сих пор полностью не устранены. Так, при определении в сомнительных случаях зародышевых листков слишком часто прибегают к чисто топографическим признакам; говорят, например, об энтодерме у Orthonectidae и Dicyemidae, тогда как речь идет о клетках размножения, которые лежат под кожным слоем тела. Эд. ван Бенеден* выставляет даже топографическое положение как единственный принцип определения зародышевых листков, как это следует из следующих слов: «Nous appelons entoderme la couche ou la masse cellulaire enveloppée quels que soient, du reste, les tissus qui en dérivent».[166] Поэтому следует признать значительным шагом вперед, когда Геккель** впервые отчетливо сформулировал взгляд, согласно которому зародышевые листки, или по крайней мере два главных листка, следует рассматривать как первичные органы. Таким путем был получен прочный и притом чисто генеалогический отправной пункт. С этой точки зрения то или иное образование лишь тогда могло быть определено как энтодерма, если оно совмещало несколько признаков этого первичного органа, а не только совпадало с ним по топографическому положению. Если бы, например, внутренняя клеточная масса Orthonectidae выполняла пищеварительные функции,

---

* См. его работы о Dicyemidae в Bull. de l'Acad. Sciences de Belgique, 1876, и Archives de Biol., т. III, 1882, стр. 222, а также работы Жюлена, Гетте и других.

** Studien zur Gastraea-Theorie, 1877, стр. 258.

то несомненно она была бы единодушно признана за энтодерму; но при существующих отношениях, когда она представляет собой исключительно половые клетки, это сравнение не может быть принято. Главное затруднение заключается в том, что при генеалогической трактовке проблемы зародышевых листков отсутствует прочный фундамент, так как нам неизвестно происхождение многоклеточных. Чтобы получить об этом представление, надо начать с гипотез, которые согласовались бы с наибольшим количеством фактического материала. Как эволюционное учение (Descendenzlehre) из чистой гипотезы превратилось в прочно обоснованную теорию после того как выяснилось, что при ее помощи может быть объяснена масса явлений и что никакие факты ей не противоречат, так же должны стать теорией и те гипотетические взгляды о происхождении первичных органов, которые полнее всего смогут быть приведены в соответствие с нашими положительными знаниями.

Хотя переходы между Protozoa и Metazoa среди современных животных, повидимому, больше не существуют, однако этот пробел в наших знаниях пытались в какой-то мере заполнить путем гипотетических построений. Можно допустить два пути, при помощи которых подобный переход мог бы осуществиться: или путем дифференцировки протоплазмы вокруг отдельных ядер у многоядерных простейших, или путем соединения многих особей колонии простейших в многоклеточное целое. В предыдущие десятилетия часто предполагали близкое родство между Ciliata и Turbellaria, а именно между их личинками, и поэтому казалось естественным между теми и другими принять наличие кровного родства и построить на этом гипотезу о происхождении Metazoa. Так это и произошло: многие исследователи высказались в пользу превращения многоядерных Opalina-подобных инфузорий в многоклеточных, и Иеринг,* а в последнее время Сэвиль Кент** защищали этот взгляд.

* Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, 1877, стр. 21.

** A Manual of the Infusoria, т. II, 1881—1882, стр. 480.

С этой точки зрения следует ротовое отверстие и порошицу инфузорий считать гомологичными одноименным органам многоклеточных; Иеринг даже думает, что воднососудистая система[167] последних может быть сведена к сократительной вакуоли простейших. Из всей совокупности процессов развития с этой гипотезой лучше всего согласуется образование бластодермы у насекомых. С. Кент действительно ссылается на первые эмбриональные стадии Aphidae. Эти выводы отчетливо доказывают, что подобная гипотеза не может считаться правильной. В то время как все процессы развития низших Metazoa ею игнорируются, она согласуется с образованием бластодермы у насекомых, т. е. у тех животных, которые во всяком случае вторично изменены. Но и среди последних имеются формы, которые противоречат гипотезе. Например, подуры, т. е. насекомые, которые занимают низшее положение во всем классе, в отношении процесса дробления яйца соответствуют многоножкам. Ввиду этих обстоятельств, гомология между ртом, порошицей и водной системой инфузорий и многоклеточных представляется совершенно необоснованной. С другой стороны, гипотеза перехода колонии жгутиконосцев в первичных Metazoa может объяснить большинство важнейших явлений; с этой точки зрения дробление яйца, к тому же примитивное, тотальное, может быть сведено к делению жгутиконосцев при образовании колонии, тогда как жгутиковый характер клеток многих бластул объясняется наследованием от жгутиконосцев. Если эта гипотеза препятствует сравнению рта и других «органов» простейших с одноименными частями Metazoa, то зато она помогает понять происхождение полового размножения, как это было показано впервые Бючли.* Понятно, что большинство эмбриологов, в том числе Р. Ланкэстер, Бальфур, высказались в пользу этой второй гипотезы, так что она, выдержав испытание, явилась базисом для дальнейших построений.

---

* Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc., 1876, стр. 219.

Естественно задать вопрос, нельзя ли несколько ближе представить себе особенности колонии жгутиковых, от которых произошли Metazoa. Бючли* предполагает, что Metazoa происходят от двух корней: губок он выводит из колоний Choanoflagellata, а остальных многоклеточных — из колоний настоящих жгутиковых.

Не говоря уже о том, что существует слишком мало оснований для такого весьма рискованного утверждения, мы не можем оставить без внимания то обстоятельство, что обе группы далеко не так резко обособлены друг от друга и что воротничок, образующий основное различие между ними, в некоторых случаях может совершенно исчезать.[168] О родстве губок с кишечнополостными я еще буду говорить ниже. Независимо от того, имели или нет жгутиконосцы, давшие начало Metazoa, воротничок, во всяком случае несомненно, что они обладали способностью заглатывать твердые пищевые частицы, что доказывается распространением внутриклеточного пищеварения у низших Metazoa. Поэтому я не могу согласиться с Бючли, когда он форму питания для вопроса о происхождении Metazoa считает безразличной, «так как физиология питания среди Flagellata многократно меняется без связи с морфологией» (Bemerkungen z. Gastraea-Theorie, стр. 417). Я думаю скорее, что дальнейшая дифференцировка колонии жгутиконосцев, приводящая к образованию многоклеточных, ни в коем случае не явилась индифферентной в отношении типа питания. В то время как у некоторых выработались растительные пигменты, обеспечивающие ассимиляцию, другие Flagellata, сохранившие животное питание, достигли образования особых, специально для приема и переваривания пищи приспособленных индивидов. Что этот вывод не является чисто дедуктивным, можно убедиться из сравнения таких колониальных жгутиконосцев, как Volvocineae и Protospongia.

---

* Bemerkungen zur Gastraea-Theorie. Morphol. Jahrb., 1883, стр. 124.

Для дальнейших представлений было очень важно, если бы мы могли несколько более точно представить себе развитие гипотетических колоний жгутиконосцев. Что они должны были размножаться половым путем, вытекает уже из отношений, преобладающих у вольвоксовых. Как уже отмечалось выше, именно половое размножение относится к числу важных аргументов в пользу взгляда о происхождении Metazoa от жгутиконосцев. Что касается явлений деления, то мы знаем, что современные Flagellata в этом отношении ведут себя различно. У настоящих Flagellata господствует в общем продольное деление, хотя наряду с этим встречаются виды с поперечным делением, как, например, Phalansterium consociatum, по Ценковскому* и Ph. digitatum, по Штейну.**

У Choanoflagellata, даже у близко родственных форм, тоже наблюдаются оба типа деления; так, согласно С. Кенту, Salpingoeca campanula размножается путем продольного деления,*** тогда как другие виды того же рода,**** например S. inquillata, gracilis, — исключительно путем поперечного деления. «Одновременное наличие продольного и поперечного деления у одной и той же формы до сих пор констатировано лишь у некоторых хламидомонад».***** Так как у колониальных животных способ деления особей играет важную роль для всей формы колонии, то важно узнать, как в этом отношении вели себя гипотетические Metazoo-Flagellata.

Как мы помним на основании выводов второй главы, три первых дробления совершаются в трех измерениях пространства и происходят одинаково у медуз с совершенно различными процессами развития (как у гипогенетических, так и метагенетиче-

* Ueber Palmellaceen u. einige Flagellaten. Archiv f. mikroskop. Anat., т. VII, 1871, стр. 429, табл. XXIV, рис. 32.

** Der Organismus der Infusionsthiere, т. III, разд. 1, 1878, табл. VII, рис. 4, 8.

*** A Manual of the Infusoria, т. III, 1880—1882, табл. IV, рис. 14.

**** Там же, табл. VI, рис. 2—5, 27—29.

***** Bütschli. Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen, изд.,2-е стр. 746.

ских, независимо от различий в образовании энтодермы и т. п.); так же протекают они у самых разных животных с полным дроблением. Поэтому представляется вполне достаточно обоснованным утверждение, что и у предков Metazoa имел место такой же тип деления. Это утверждение тем более вероятно, что к образованию зародыша может вести много путей, которые фактически и осуществляются как у растений, так и у животных с неравномерным дроблением. Даже образование бластулы может осуществляться без типичных трех первых дроблений. Мы видим, что у Volvox все эти дробления происходят в меридиональной плоскости, так что получается пластинчатый зародыш, напоминающий Gonium; при этом не образуется полости дробления и бластоцель формируется лишь путем последующего роста пластинки к одному полюсу.*

Если вообще использовать процесс дробления в генеалогическом смысле, то приведенные выше соображения представляются неопровержимыми. Они имеют аналогов в органическом мире, как показывают процессы деления у дробянок. В то время как большинство форм делится в поперечном направлении, бывают редкие исключения (например, найденный мною своеобразно ветвящийся и паразитирующий в Daphnia pulex вид Dendrobacterium ocellatum), у которых имеется лишь продольное деление.

Наряду с такими бактериями, у которых наблюдается лишь один единственный способ деления, имеются другие, где клетки делятся в двух меридиональных направлениях, как, например, микрококки гонорреи и, наконец, такие, как сарцины, где деления совершаются в трех измерениях пространства, т. е. сходны с полным дроблением большинства Metazoa, а также, как это предполагается, с гипотетическими Metazoo-Flagellata. Так как

* Сравнить сводку Бючли в Bronn's Klassen und Ordnungen. Protozoa, и его «Bemerkungen zur Gastraea-Theorie», стр. 423; далее Штейн. «Organismus», т. III, 1, табл. XVII, XVIII. Я наблюдал первые стадии дробления у Volvox minor и проследил также образование пластинки с последующим превращением в открытый пузырь.

полость дробления в типичных случаях появляется уже после третьего дробления и зародыш очень рано превращается в бластулу, весьма вероятно, что и предки Metazoa плавали в виде бластулообразных колоний.

Если принять за основу для дальнейшего рассмотрения изложенные выше признаки Metazoo-Flagellata, то можно пролить, как мне кажется, некоторый свет на проблему происхождения первичных органов. Мы видели в третьей главе, что образование энтодермы у медуз происходит весьма различными способами. Если мы кратко вспомним эти способы, то должны будем констатировать, что энтодерма возникает или во многих точках зародыша, т. е. *мультиполярно*, или только в одной части последнего, т. е. концентрированно, или *гипотропно*. Мультиполярный способ возникновения энтодермы осуществляется: a) как мультиполярная иммиграция зародышевых клеток с поверхности внутрь эмбриона; b) как первичная деляминация путем поперечного деления бластодермальных клеток; c) как вторичная деляминация после предшествующего образования морулы или d) как смешанная деляминация, причем энтодермальные клетки образуются частью путем поперечного деления, частью путем миграции. Некоторые из этих способов образования нельзя резко разграничить, так как они связаны переходами. Гипотропное, или концентрированное, образование энтодермы осуществляется или путем иммиграции бластодермальных клеток нижнего конца личинки, или же путем настоящего впячивания, или гаструляции. К этому типу следует отнести и особую форму эпиболии, которая наблюдается лишь в виде вариации при неравномерном дроблении.

Спрашивается: с какой точки зрения можно объединить эти различные способы образования энтодермы и какая из существующих теорий происхождения первичных органов лучше всего объясняет фактически существующие отношения?

Легко видеть, что если принять гипотезу происхождения Metazoa от многоядерных Protozoa (инфузорий или солнечников и радиолярий), то остаются без всякого объяснения процессы,

происходящие при эмбриональном развитии, как то иммиграция с поверхности, первичная деляминация, инвагинация. Эту гипотезу, как совершенно бесперспективную, следует поэтому отбросить, не входя в ее более подробную критику.

Теория гастреи, как известно, разрешает очень многое путем сведения различных процессов развития к первичной инвагинации и часто помогает понять сложные процессы образования энтодермы, как, например, у позвоночных. Вместе с тем при объяснении деляминации она наталкивается на серьезные трудности, как это сразу признал Геккель еще при первой формулировке своей теории. «Наиболее тяжелое затруднение,— пишет он в своей монографии известковых губок (I, стр. 467, примечание), — заключается в том, что гаструла возникает из морулы двумя совершенно различными путями: в одних случаях путем образования в моруле центральной полости и прорыва образовавшейся таким путем пищеварительной полости наружу; в других случаях путем образования зародышевого пузыря, полого внутри шара, стенки которого состоят из одного слоя клеток, и впячивания этого зародышевого пузыря внутрь самого себя».

Геккель считал возможным преодолеть эти затруднения путем признания «вторичной фальсификации онтогенеза». В своей основной работе* он часто повторяет утверждение, что деляминация, если она действительно встречается в животном мире, представляет собой ценогенетический процесс, «который лишь вторично возник из палингенетического процесса инвагинации». Однако Геккель не входит ближе в рассмотрение возникновения подобной фальсификации. Это тем более вызывает недоумение, что сам Геккель чувствовал затруднение для своей теории в этом вопросе. Геккель и его школа (именно братья Гертвиги) долгое время вообще ставили под сомнение существование деляминации; в настоящее время таковая принимается,

* Gastraea-Theorie, стр. 267, а также стр. 247, примечание; сравнить также последнюю работу Геккеля: Ursprung u. Entwicklung d. thierischen Gewebe, 1884, стр. 50.

поскольку один из исследователей этой школы — О. Гаман* — сам наблюдал процесс деляминации у гидроидов (после того как он был описан многими предыдущими исследователями, как, например, Б. Оллмэном, Ф. Е. Шульце и мною). Он пытается преодолеть затруднение, непосредственно принимая деляминационную планулу за гаструлу и выводя ее путем ценогенеза из инвагинационной гаструлы. «Деляминация,— утверждает Гаман (стр. 504),— укороченная форма развития и во всяком случае выводится из инвагинации». «Ввиду повсеместного распространения гаструлы,— говорит он дальше,— остается в силе взгляд на планулу как на измененную гаструлу»; и еще: «... мы думаем, что имеем право говорить о гаструле и тогда, когда представляется вероятным, что отсутствие обоих образований (бластопора и пищеварительной полости) — вторичной природы. Поэтому мы называем планулой гаструлу, возникшую путем деляминации».** Эти утверждения высказываются без приведения доказательств, которые позволили бы понять, как инвагинация может, укорачиваясь, превратиться в деляминацию и что мог дать ценогенез для ее происхождения. Если, между тем, принять во внимание, что инвагинация концентрируется на одном конце зародыша и как раз у медуз ограничивается относительно небольшим участком бластодермы, тогда как первичная деляминация или мультиполярная иммиграция происходят в различных участках зародыша, то становится очевидным, что сведение первого способа образования на два последующих наталкивается на непреодолимые затруднения. Легко понять, как первоначально ограниченно распространенная инвагинация может постепенно распространяться на половину бластодермы, что часто и наблюдается у разных животных, или как однослойный зачаток энтодермы превращается в кучу связанных друг с

* Der Organismus der Hydropolypen. Jen. Zeitschr., т. XV, 1882.

** Геккель также называет различные личинки медуз, двуслойные планулы, личинки Geryonia и др. просто гаструлами, никак не обосновывая это понимание и не приводя его в соответствие с его собственным определением гаструлы. См. его «System der Medusen», стр. 119, 298, 348 и т. д.

другом клеток, которые затем обрастают эктодермой; но напротив — невозможно свести к укороченной инвагинации диффузное образование энтодермы, т. е. такое, когда энтодермальные клетки не соприкасаются с себе подобными, но чередуются с эктодермальными клетками (сравнить с развитием Aeginopsis) или же когда они возникают как центральные участки бластодермальных клеток.

Мультиполярную иммиграцию можно было бы еще попытаться свести к множественным впячиваниям, причем каждый первичный кишечник был бы представлен одной единственной клеткой! Но достаточно подобное предположение только сформулировать, чтобы увидеть его полнейшую несостоятельность. Но и таким путем мы не достигли бы многого, потому что первичная деляминация при этом осталась бы совершенно необъясненной. Если мы объяснение гаструляции у Craspedota хотели бы связать с эпиболическими явлениями, которые встречаются как вариации в развитии Polyxenia leucostyla, то нужно напомнить, что подобное образование тесно связано с неравномерностью бластомеров. Но когда у той же Polyxenia происходит равномерное дробление, то получаем вместо настоящей инвагинации (каковая у других Metazoa образуется из амфибластулы в результате равномерного дробления) скорее смешанную деляминацию, следовательно, такую форму развития, которая не может быть сведена к гаструляции. Этот пример показывает нам, что эпиболию у Polyxenia следует скорее рассматривать как изменение смешанной деляминации, которая в этом случае возникла вторично в связи с неравномерным дроблением. При таких обстоятельствах становится ненужным обсуждать подробнее отношения гаструляции ко вторичной деляминации, так как это не может привести ни к каким удовлетворительным результатам. Гораздо естественнее принять наличие связи между гаструляцией и гипотропной иммиграцией, как уже утверждали Клаус и другие; но мне представляется невозможным, без предварительного обсуждения ряда относящихся сюда вопросов, решить, какую форму следует рассматривать как исходную.

Хотя невозможность объяснения мультиполярного образования энтодермы следует рассматривать как сильнейшее возражение против теории гастреи, тем не менее ряд возражений против нее этим далеко еще не исчерпывается. Так как она была выдвинута в то время, когда предполагалось всеобщее распространение полостного пищеварения и еще не было известно, что как раз низшие животные переваривают пищу внутриклеточно, то теперь она не соответствует больше нашим современным физиологическим представлениям.[169] Согласно теории гастреи, между однослойной бластеей и двуслойной, снабженной «пищеварительной полостью» гастреей имеется целая пропасть, которая может быть легко заполнена, как только мы попробуем объяснить происхождение энтодермы с другой точки зрения. На дальнейших затруднениях, вытекающих из признания гомологии между всеми известными формами гаструл, нет необходимости здесь останавливаться, так как они непосредственно не связаны с вопросом о происхождении энтодермы и о них речь будет итти ниже.

Теория планулы Р. Ланкэстера* исходит непосредственно из наблюдавшихся при развитии Geryonia процессов и считает поперечное деление клеток бластодермы примитивным способом образования энтодермы. Если даже принять предположение Ланкэстера о сведении инвагинации к первичной деляминации, то остаются необъясненными такие случаи, когда, как при мультиполярной иммиграции, совсем не происходит деляминационного процесса, но энтодерма возникает из бластодермальных клеток, которые образуются продольным делением бластомеров и с различных точек поверхности проникают внутрь зародыша. Большое значение такого способа образования еще усиливается гипотропной иммиграцией, которая также основана на продольном делении бластодермальных клеток. Кроме того, против теории планулы, так же как и против теории гастреи, должно быть выдвинуто возражение, что обе эти теории стоят

* Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quart. Journ. of Microscop. Science, N. S., т. XII, 1877, стр. 403.

на точке зрения наличия полостного пищеварения у низших животных и, таким образом, находятся в противоречии с современным состоянием наших физиологических знаний. Р. Ланкэстер думает, что образование пищеварительной полости, в которую выделяется пищеварительный сок, произошло еще до развития энтодермы,что внутренние участки бластодермальных клеток функционировали как пищеварительные элементы, когда стенка была еще однослойной.

Все эти предположения оказываются совершенно неприемлемыми с тех пор, как стало известно, что внутриклеточное пищеварение сохраняется у многих низших организмов и даже обнаруживается у некоторых моллюсков (Phylliroë).

В то время как теории гастреи и планулы исходили из бластулы, состоящей из одинаковых клеток, Бальфур* за основу своих собственных взглядов на переход от простейших к многоклеточным кладет амфибластулу; поэтому его теорию можно просто назвать теорией амфибластулы. Так как ее следует рассматривать как модификацию теории гастреи, то остаются в силе все те возражения, которые направлены против последней. Прежде всего она оказывается не в состоянии объяснить такие формы развития, при которых энтодерма возникает не из одного зачатка, но из клеток, отделенных друг от друга лежащими в промежутках эктодермальными клетками (как, например, при мультиполярной иммиграции). Теория амфибластулы не дает также сколько-нибудь удовлетворительного объяснения первичной деляминации, происходящей путем поперечного деления бластомеров. Что касается приложимости теории Бальфура к губкам, то ее несостоятельность вытекает из наблюдавшихся еще прежними исследователями и мною фактов, показывающих, что энтодерма многих губок (именно известковых губок и Halisarcinae) представляет собой захватывающий пищу слой тела.

---

* On the Morphology a. Syst. Posit. of Spongida. Quart. Journ. of Microscop. Science, N. S., т. XIX, стр. 103, и Handb. d. vergl. Embryologie, übers. v. Vetter, т. I, 1880, стр. 143.

Эти факты в последнее время подтвердил Гейдер* для Oscarella lobularis. Этим возражением устраняются и аргументы Бальфура, на которых он базирует утверждение об изолированном положении губок среди Metazoa.

К теории амфибластулы непосредственно примыкает теория плакулы Бючли,** и не только потому, что автор также высказывается в пользу изолированного происхождения губок, но прежде всего потому, что плакула во многих отношениях может рассматриваться как расплющенная амфибластула. Бючли признает недостатки других теорий в вопросе о генеалогии зародышевых листков и делает попытку чисто схематически объединить инвагинацию и деляминацию под общим углом зрения, причем он выводит оба способа образования энтодермы из изменений первичной плакулы. Отказываясь от шарообразной колонии простейших — исходного пункта прежних построений, Бючли принимает в качестве исходной формы однослойную Gonium-подобную пластинку, которую я в дальнейшем ради удобства буду называть проплакулой. «Мне представляется приемлемым,— пишет Бючли (стр. 419),— что двуслойное состояние сначала возникло в колонии простейших, клетки которой располагались в одной плоскости рядом друг с другом, образуя однослойную пластинку. Если все клетки разделятся параллельно поверхности пластинки, то возникнет двуслойная пластинка, оба слоя которой, вероятно, еще сначала не будут обнаруживать дифференцировки. Для простоты понимания мы будем эту стадию двуслойной пластинки называть *плакулой*». В то время как подобная плакула, принимая трубковидную форму, превращается в гаструлу, из проплакулы в результате вторично запоздавшего клеточного деления возникает

* Zur Metamorphose von Oscarella lobularis. Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. VI, вып. 2, 1886, стр. 227. В этой важной работе Гейдер придает слишком большое значение гаструляции Oscarella и упускает в своих теоретических рассуждениях способы образования энтодермы у других губок.

** Bemerkungen zur Gastraea-Theorie. Morphol. Jahrb., т. IX, стр. 415.

деляминационная бластула. Постулатом для подобного предположения является принципиальное различие форм бластул, которые должны рассматриваться или как вздувшиеся плакулы, или как ставшие шаровидными проплакулы. В истории развития современных животных плакула, согласно Бючли, представлена уплощенными бластулами Cucullanus (по Бючли), Rhabdonema (по Гетте), Lumbricus, Chiton (по Ковалевскому), Phoronis, Ascidia mentula, среди взрослых животных — у Trichoplax adhaerens F. E. Sch. Бючли, однако, не замечает, что уплощенные бластулы указанных выше Metazoa, поскольку известно их развитие, лишь по внешней форме, а не существенными морфологическими чертами отвечают его плакуле, так как у них двуслойность отнюдь не достигается путем «параллельного плоскости пластинки» деления, которое для плакулы является основным. У Phoronis, Ascidia, принципиально, конечно, и у других из указанных выше животных плакулообразная стадия возникает путем сплющивания первоначальной более или менее пузыревидной бластулы, а не наоборот, как этого требует теория. Последняя сравнивает деляминацию Geryonidae, осуществляющуюся путем поперечного деления бластомеров, с плакулами и амфибластулами других животных; у последних, следовательно, также должно происходить поперечное деление бластомеров, что фактически, совершенно определенно, не имеет места. Энтодермальные клетки пластинчатых бластул не возникают непосредственно из лежащих над ними эктодермальных клеток, но из клеток, лежащих рядом с ними. Мы приходим к заключению, что стадия плакулы в истории развития современных животных с равномерным дроблением совершенно не встречается. Еще с меньшим правом можно принимать за таковые некоторые стадии эмбрионального развития Ctenophora, где над пластинчатым зачатком энтодермы лежит прерывающийся эктодермальный слой;* в этом вряд ли кто-либо признает

---

* Сравнить с моими «Vergleichend-embryologische Studien, 4» в Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XLII, 1885, стр. 650.

первичную стадию, которую можно было бы положить в основу морфологического обобщения.

Если, возвращаясь к процессам развития, в поперечном делении четырех первых бластомеров по пути к восьмиклеточной стадии, видеть преходящую стадию плакулы, то можно возразить, что этим ничего не объясняется, так как, во-первых, восьмиклеточная стадия у деляминирующих Geryonidae совершенно сходна с той, которая имеется у Acraspeda с их инвагинацией, и, во-вторых, деляминация путем поперечного деления не могла бы быть отнесена к стадии плакулы, поскольку эта стадия уже осуществилась раньше.

Даже если допустить, что теория плакулы удовлетворительно объясняет образование инвагинационной гаструлы в результате поперечного деления проплакулы, то остаются незатронутыми такие явления, как образование энтодермы путем мультиполярной или локальной иммиграции с предшествующим продольным делением клеток зародыша.

Согласно теории Бючли, у животных с деляминацией должен иметь место такой же способ формирования бластулы, как у Volvox, т. е. образование бластулы с предшествующей стадией проплакулы (напоминающей Gonium). Бючли считает возможным действительно принять наличие таковой у Geryonia proboscidalis согласно данным Фоля (стр. 423 цит. выше работы). На самом деле шестнадцатиклеточный зародыш Geryonidae уже представляет собой готовую типичную бластулу, возникшую из восьмиклеточной стадии таким же путем, как и у медуз с другими способами образования энтодермы; восьмиклеточный зародыш в свою очередь образуется путем такого же экваториального дробления, как и у других медуз и вообще у большинства Metazoa с равномерным дроблением. Среди последних наибольшее сходство с вольвоксом (в отношении предшествующих бластуле стадий) обнаруживает, по Ф. Е. Шульце,* Sycandra raphanus, так как у этой губки имеется восьмиклеточная

* Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXI, 1878.

пластинчатая стадия; однако это ни в какой мере не может служить в пользу теории плакулы, ибо как раз Sycandra характеризуется инвагинационной гаструлой.

Вопрос о морфологии интересного Trichoplax adhaerens F. E. Sch.* и его отношение к плакуле в настоящее время еще нельзя обсуждать серьезно. Нельзя даже приближенно определить, какое значение имеют различные слои тканей названного животного; на основании гистологических различий обеих поверхностей тела можно столь же мало делать заключение о различии зародышевых листков, как у губок, где тот же зародышевый листок — энтодерма — выступает то в форме жгутикового эпителия камер, то как совершенно уплощенный эпителий собирательных полостей, например у Oscarella lobularis (по Гейдеру). Затруднения увеличиваются не только вследствие незнания процессов развития, но и вследствие того, что не существует никаких данных для определения физиологического значения слоев тела Trichoplax. Благодаря любезности профессоров Ф. Е. Шульца и Клауса, я изучал Trichoplax в 1883 г. в Граце и Вене, причем мог полностью подтвердить гистологические данные первого из двух названных выше исследователей; мои опыты питания Trichoplax дали отрицательный результат, поскольку животные вообще не заглатывали пищи, так что создается впечатление, что Trichoplax приспособился к жидкой пище.[170]

Бючли думает, что теория плакулы и в физиологическом отношении более приемлема, чем другие критикуемые им взгляды. Выдвигаемые им против этих теорий возражения кажутся мне безусловно оправданными. «Мне представляется очень существенным, — пишет Бючли (указ. соч., стр. 416), — что изменения принимаемых нами форм должны быть постепенными, не скачкообразными, а также действительно полезными». «Особенно в последнем отношении, я думаю, — добавляет Бючли, — что развиваемый новый взгляд имеет некоторые преимущества перед прежними». Когда он подходит к объяснению происхождения

* Trichoplax adhaerens. Zool. Anz., VI Jahrg., 1883, стр. 92.

плакулы физиологически, то достаточных оснований не приводит. «К сожалению, я не в состоянии,— утверждает сам Бючли (стр. 419, примечание), — привести правдоподобное объяснение полезности для происхождения двуслойности пластинки».

Если мы просмотрим вновь все сказанное выше об обсуждавшихся теориях, то увидим, что они не в состоянии объединить под общим углом зрения всю сумму известного эмбриологического материала и что они, кроме того, страдают отсутствием физиологических объяснений. Поэтому должен быть найден другой путь. По ходу моих исследований над губками* я очень осторожно сделал некоторые замечания, которые, по-моему, согласуются с полученными данными об образовании энтодермы у низших Metazoa, а также соответствуют ставшим известными явлениям внутриклеточного пищеварения. Я думал, что энтодерма не возникла сразу в форме трубчатого желудка с терминальным отверстием, как мы это находим у гаструлы, но что эти образования имеют за собой длительный процесс исторического развития, который проявляется в формировании сплошной переваривающей внутриклеточно паренхимы. Последняя образовалась тоже не сразу, а постепенно, причем поверхностные бластодермальные клетки мигрировали внутрь бластоцеля.

В конце концов возникла двуслойная паренхимелла, которая путем укорочения эмбрионального процесса и прогрессирующей дифференцировки пищеварительного аппарата превратилась в гаструлу. При невозможности в то время (в 1879 г.) сослаться на каких-либо высоко дифференцированных жгутиконосцев с животным способом питания я пытался найти некоторые точки опоры в размножении Volvox и писал следующее: «По-моему, своевременны поиски таких низших существ, у которых питательные клетки после заглатывания пищи покидают свое обычное место, чтобы с поверхности „колонии“ проникнуть

* Spongiologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 374. Эти же взгляды я высказал в 1877 г. в трех статьях на русском языке в Изв. Новоросс. О-ва естествоисп., т. V.

во внутреннюю полость» (указ. соч, стр. 382). Вскоре после этого (июль 1880 г.) Сэвиль Кент* открыл чрезвычайно интересную колониальную форму Flagellata, которую он ввел в науку под именем Protospongia Häckelii. Среди первоначально правильно и периферически расположенных особей колонии некоторые принимали выраженную амебоидную форму (см. гравированный рис. 1,*a*)[171] и внедрялись внутрь студенистой массы, связывающей членов колонии. Здесь амебоидные особи и оставались, приступая к делениям и другим изменениям, которые С. Кент принимает за споруляцию (см. гравированный рис. 2). Находятся ли переход в амебоидную форму и внедрение в студенистое вещество в какой-либо связи с питанием, в настоящее время утверждать нельзя, так как эти отношения еще совершенно не выяснены. Ввиду того факта, что и споруляция представляет еще много неясного, я хотел бы высказать предположение, не являются ли многочисленные наблюдавшиеся Кентом зернышки или запасными питательными веществами, или же непосредственно заглоченными частичками пищи. Было бы исключительно интересно ближе исследовать род Protospongia (так же как и вторую описанную Оксли, состоящую из многих особей форму Protospongia), имея в виду именно процессы питания и размножения. Во всяком случае можно принять, что этот воротничковый жгутиконосец обладает двумя формами особей (которые естественно переходят друг в друга): жгутиковыми и амебоидными; последние могут внедряться с различных точек поверхности в общую студенистую массу. Нельзя отказать в

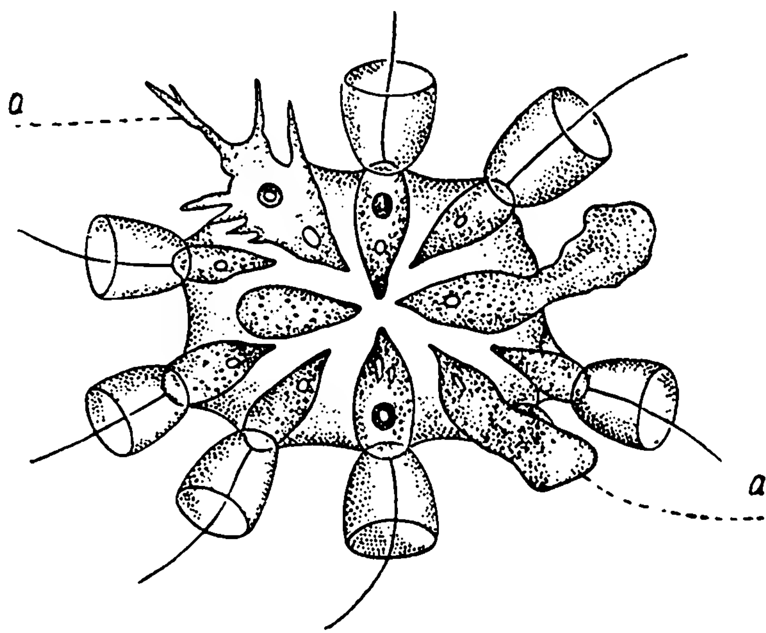


Рис. 1.

* A Manual of the Infusoria, т. I, 1880—1881, стр. 363, Атлас, табл. X, рис. 20—30.

большом сходстве Protospongia с некоторыми двуслойными личинками губок, например, с описанной Ф. Е. Шульце личинкой Aplysina sulphurea,* так что в дифференцировке амебоидных форм особей мы можем предположительно видеть первый шаг к образованию энтодермы.[172]

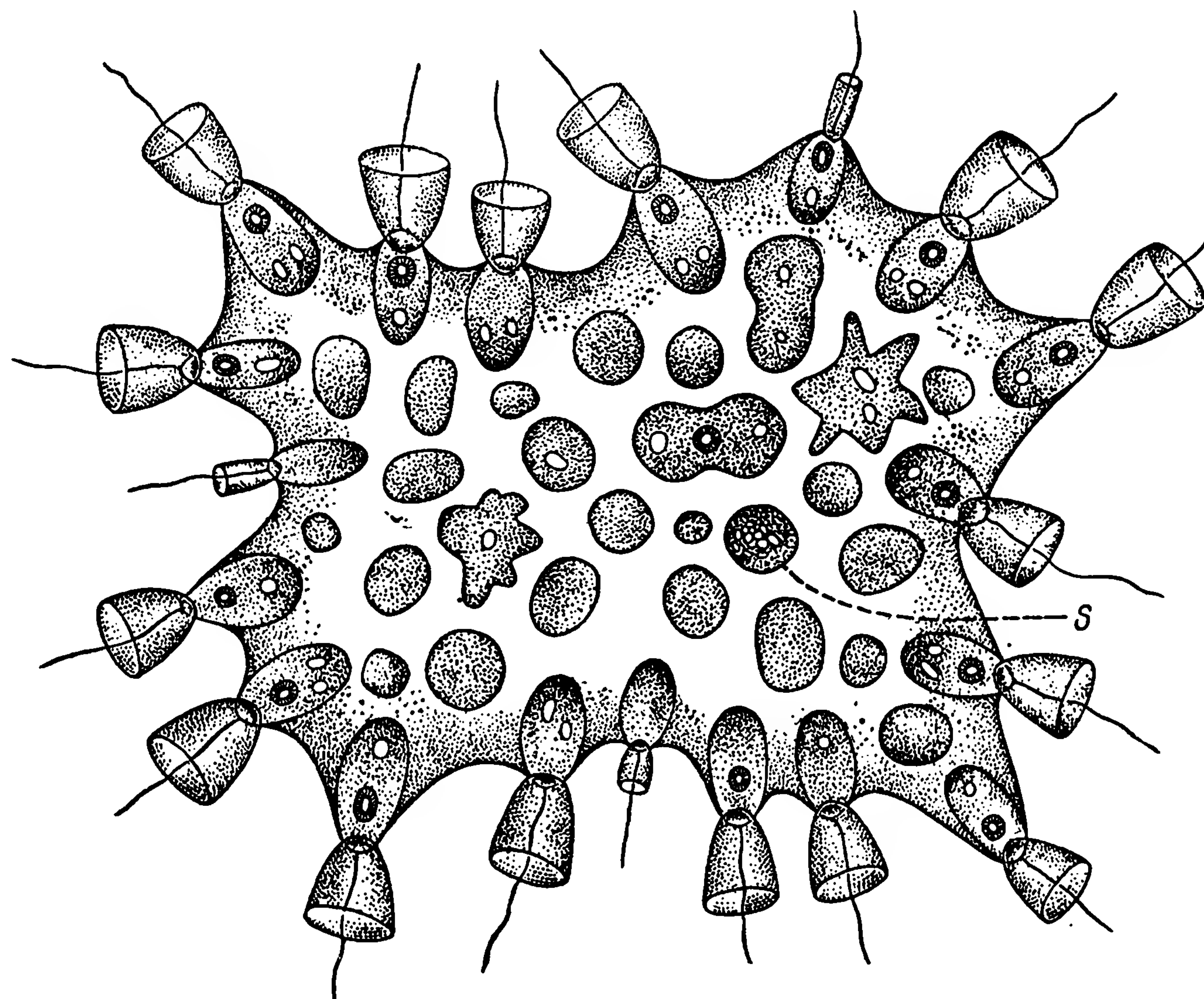


Рис. 2.

Во всяком случае я думаю, что особенности Protospongia легче согласовать с моими взглядами (которые некоторыми авторами называются теорией паренхимеллы), чем со всеми выше рассмотренными теориями других исследователей. Как относится, однако, теория паренхимеллы к фактам из области истории развития вообще и к изложенной выше эмбриологии медуз в особенности? Чтобы осветить этот вопрос, следует сначала вспомнить, что́ я a priori утверждал в отношении явлений размножения гипотетических Metazoo-Flagellata.

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXX, 1878, стр. 416, табл. XXIV, рис. 30.

Из всеобщего распространения трех первых делений при дроблении, которые совершаются в трех измерениях пространства (сагиттально, фронтально, экваториально) и, следовательно, представляют собой поперечные и продольные деления, я сделал заключение, что и предки Metazoa делились в этих же различных направлениях. Постепенно направления деления закрепились таким образом, что одни формы размножались преимущественно или исключительно путем продольного деления, в то время как другие, родственные им, еще сохраняли поперечное деление. Что сходные явления действительно могут иметь место, доказывают приведенные выше виды Salpingoeca. Итак, мы должны принять, что у наших гипотетических Metazoo-Flagellata некоторые поверхностные клетки становились амебоидными и внедрялись внутрь колонии, совершенно так же, как сегодня мы это наблюдаем у Protospongia; что наряду с этим другие особи делились в поперечном направлении, причем центральный продукт деления попадал внутрь, тогда как периферический сохранял свое поверхностное положение. Гравированный рис. 3 представляет эти отношения в схематическом виде. (Возможно, что наряду с поперечным и продольным делениями встречались и такие формы, которые делились в косом направлении, как это и в настоящее время происходит у некоторых простейших).

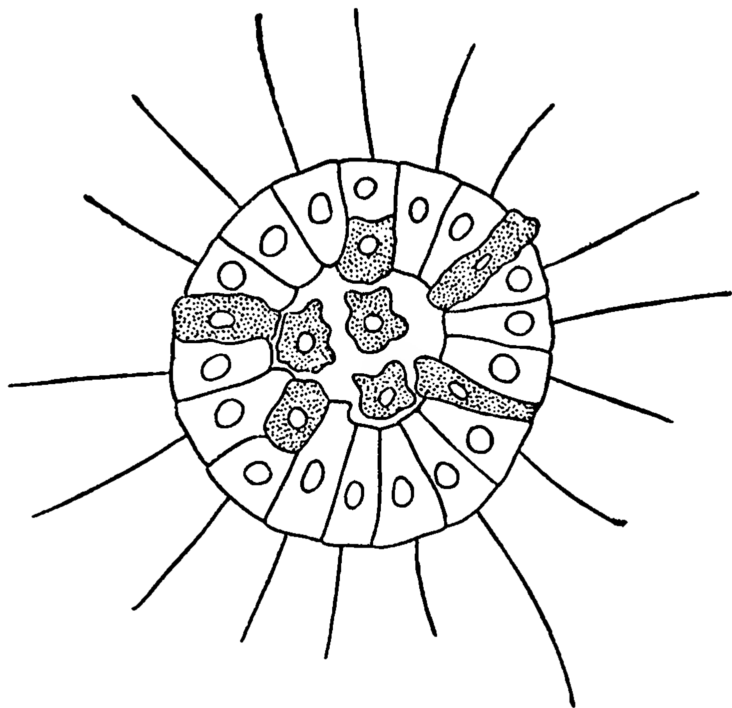


Рис. 3.

Эмбриологически этот двойной способ образования энтодермы путем внедрения целых клеток и отшнуровывания центральных продуктов деления осуществляется в тех случаях, когда, как, например, у Polyxenia leucostyla, имеется смешанная деляминация (гравированный рис. 4). В то время как у некоторых форм выступает на первый план поперечное деление (гра-

вированный рис. 5), у других господствует продольное деление и, следовательно, иммиграция целых поверхностных клеток (гравированный рис. 6). Так произошли от смешанной деляминации, с одной стороны, первичная деляминация, а с другой — мультиполярная иммиграция. Вторичную деляминацию следует рассматривать лишь как небольшую модификацию смешанной, так как она отличается только несколько более поздним наступлением различий между обеими группами клеток.

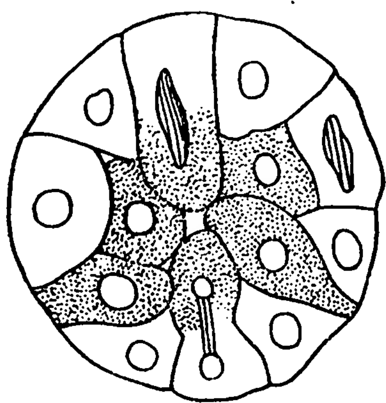


Рис. 4.

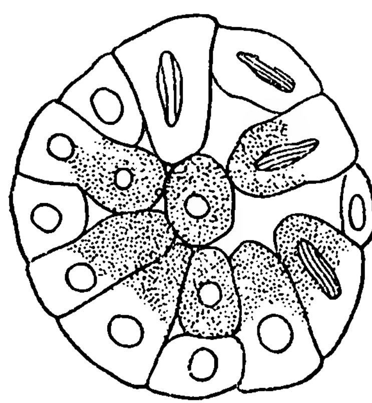


Рис. 5.

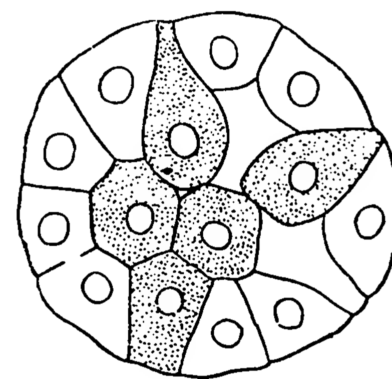


Рис. 6.

Следует несомненно принять, что мультиполярное образование энтодермы является более первичной формой, чем концентрированное (гравированный рис. 7), так как противоположное допущение наталкивается на большие затруднения, как мы это уже видели выше. Переход от мультиполярной к гипотропной иммиграции, напротив, легко себе представить, тем более что последняя встречается преимущественно у сильно подвижных бластул, тогда как первая имеет место у неподвижных или малоподвижных эмбрионов. При обсуждении вопроса об образовании энтодермы у метагенетических медуз я подчеркивал, что продольное деление представляет собою правило, поперечное же деление встречается как очень редкое исключение.

Если концентрированная иммиграция может быть без труда выведена из мультиполярной, то, с другой стороны, нетрудно инвагинацию свести к первой из них. Мы видели в третьей главе, что образование энтодермы у Laodice cruciata отличается от того же процесса у других метагенетических Craspedota тем, что

на заднем полюсе бластулы выступает ряд прозрачных клеток (табл. IV, рис. 24—28), которые не все сразу, но постепенно вдвигаются в бластоцель (гравированный рис. 8). После этого образуется паренхиматозная энтодерма, в которой возникает полость, причем и сама энтодерма приобретает характер эпителия. Исходная стадия с прозрачными клетками обнаруживает чрез-

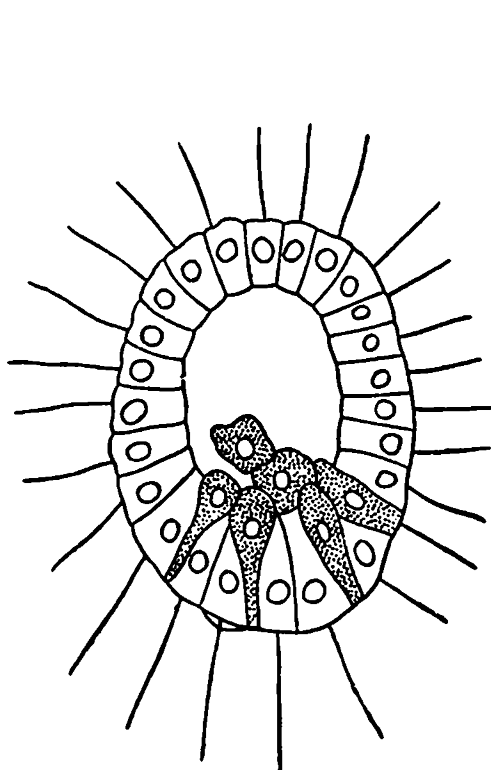


Рис. 7.

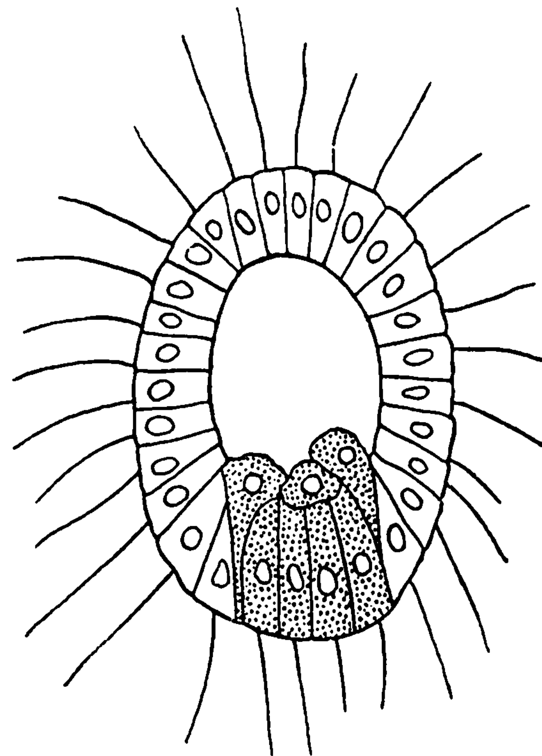


Рис. 8.

вычайное сходство с бластулой Nausithoë marginata, которая также характеризуется дифференцировкой гипотропного ряда клеток (табл. X, рис. 12). Если мы допустим дальнейшее укорочение хода развития, то легко можно представить себе, что дифференцированные на поверхности энтодермальные клетки, вместо того чтобы мигрировать поодиночке, впячиваются совместно и прямым путем образуют энтодермальную полость (гравированный рис. 9). После того как первоначально дифференцированные клетки инвагинировались, этот процесс переходит на соседние бластодермальные элементы, благодаря чему впячивающийся мешок понемногу увеличивается. Дальнейший мыслимый процесс сокращения развития у медуз не осуществился; он представляется как ранняя дифференцировка энтодермальных клеток, так что уже у бластулы все предназначенные к инвагинации клетки различимы как особые элементы. Как след-

ствие такого укорочения следует рассматривать, наряду с другими, и пластинчатые бластулы с двумя более или менее одинаковыми зародышевыми слоями (как, например, у Lumbricus, асцидий и т. д.). Очевидно, что дальнейшие шаги в ранней дифференцировке энтодермы приведут к амфибластуле; это будет заметно уже во время дробления и, наконец, может быть выражено даже в структуре яйца.

Если амфигаструла может возникнуть из архигаструлы в результате ранней эмбриональной дифференцировки, как это общепринято со времени Ковалевского (Euaxes), то, с другой стороны, несомненно, что сходная форма может образоваться и путем неравномерного дробления и смешанной деляминации, как мы видели на примере Polyxenia leucostyla. Приведенный случай учит нас, что амфигаструлы могут возникать двумя разными путями из двух разных исходных стадий и доказывает, следовательно, полифилию указанной эмбриональной формы.

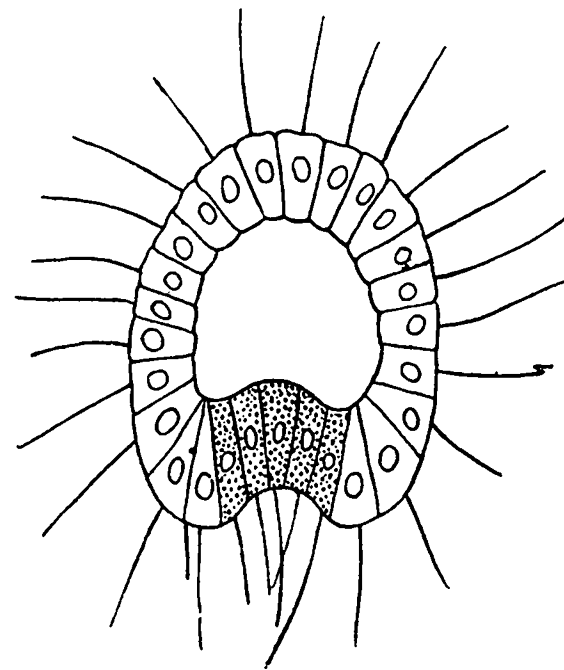


Рис. 9.

С изложенной точки зрения энтодерма должна рассматриваться как сумма клеток, которые первоначально образовались из бластулы путем иммиграции или отделения и сгруппировались в различно развитое скопление амебоидных элементов.

Гастральная полость, так же как и ротовое отверстие, должны рассматриваться как позднейшие приобретения, которые закрепились с помощью укорачивания эмбрионального развития и привели к дефинитивному образованию гаструлы.

Бальфур,* который высказался против теории паранхимеллы, признает, однако, сам, что она «хорошо согласуется с онтогенезом низших Hydrozoa». Теперь, когда стало извест-

---

* Handb. d. vergl. Embryol., т. II, стр. 308.

ным большое количество фактов, это соответствие выступает еще отчетливее. Когда, однако, Бальфур говорит, что устанавливаемый теорией паренхимеллы переход от Protozoa к многоклеточному состоянию ему «представляется невероятным», то я ничего не могу возразить против его критики, так как свое утверждение он ничем не подкрепляет. Гораздо более обстоятельны возражения Бючли, которые относятся исключительно к физиологической стороне вопроса. После краткого изложения моих взглядов он добавляет следующие критические замечания (указ. соч., стр. 418): «Мне кажется, что иммиграция энтодермальных клеток, функцией которых является захват пищи, не может рассматриваться как преимущество. Без одновременного образования рта, которое в гипотезе Ланкэстера не мотивировано и непонятно, иммиграция энтодермальных клеток, по-моему, не была бы полезна, потому что они сами, так сказать, создавали бы перед собою препятствие».

Когда я опубликовал мою иммиграционную теорию образования энтодермы,* я уже ссылался на вольвокс, у которого размножающиеся особи направляются с поверхности колонии в ее глубину.

Теперь я могу еще в качестве доказательства привлечь внедрение особей у Protospongia, которое, конечно, представляется полезным для жизни колонии в целом. Кроме того, можно привести еще априорные соображения. Между особями колонии должно было сначала возникнуть неравенство, которое привело к дальнейшей дифференцировке: в то время как некоторые особи преимущественно заглатывали пищу, другие были более приспособлены к движению и привлечению пищи. Для подвижных колоний должно было представлять определенную пользу то обстоятельство, что снабженные пищевыми частицами, перегруженные и поэтому более тяжелые особи не оставались на периферии, но перемещались возможно ближе к центру. Дру-

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, стр. 382.

гое преимущество заключалось еще в том, что питающиеся особи были поставлены в условия, позволяющие возможно совершеннее выполнить свою функцию. Известно, что многие Flagellata переходят из состояния монады в амебоидное, в котором они как раз и принимают пищу. Я позволю себе сослаться на изложение Бючли.* «У многих Monadina находим локализацию приема пищи на определенном ротовом участке, который почти всегда располагается у основания жгутика. Если в этом факте... нельзя сомневаться, то, с другой стороны, нельзя и отрицать, что некоторые относящиеся сюда формы, у которых наблюдается иногда переход в саркодообразное состояние, в это время могут принимать пищу и другими участками тела». Далее легко представить, что питавшиеся особи чаще размножались, так что могла образоваться известная зависимость между более интенсивным питанием и размножением. Еще одно основание для наличия иммиграции заключается в невозможности поверхностного расширения колонии свыше известной границы, что именно у плавающих колоний должно иметь большое значение. Так как увеличение числа особей делало возможным повышенную активность, то было несомненно полезно, когда клетки, не находившие больше места на поверхности, приспособились к существованию внутри колонии. Долгое время особи одной колонии отличались друг от друга, вероятно, лишь количественно: локомоторные клетки при помощи движения жгутиков добывали пищевые частицы и наиболее мелкие из них частично заглатывали сами. И в настоящее время у некоторых Coelenterata можно наблюдать случайное заглатывание пищи эктодермальными клетками.** Внутренние амебоидные особи были, напротив, способны заглатывать и более крупные частицы, которые не могли быть захвачены локомоторными элементами. Вероятно, амебоидные особи при этом почти

* Protozoa, в Bronn's Klassen und Ordnungen, 2-е изд., стр. 695.

** Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung, в Arbeiten des zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 142.[173]

достигали периферии и через многочисленные поры поверхностного слоя захватывали частицы, соприкасавшиеся с поверхностью колонии.

В качестве аналогичного явления можно привести захватывание посторонних частиц амебоидными клетками перезимовывающих Halisarca pontica, которые теряют жгутиковые каналы, а также заглатывание мезодермальными клетками у многих низших животных. Постепенно дифференцировка в намеченном направлении достигала все большей степени; локомоторные клетки более или менее теряли функцию захвата пищи, которая концентрировалась в амебоидных фагоцитах; случайные тончайшие поры между локомоторными элементами могли увеличиться и превратиться в отверстия, которые в таком большом количестве встречаются на поверхности губок. По мере нарастающей индивидуализации колонии (индивидуумы второго порядка), поверхностные особи дифференцировались в *эктодерму*, или *кинобласт*, тогда как амебоидные внутренние особи — в *фагоцитобласт* (паренхима или мезо-энтодерма). Клетки последней, в случае невозможности овладеть более крупными пищевыми частицами, образовывали вокруг них плазмодии, подобно тому как это происходит в настоящее время в энтодерме сифонофор или в мезодерме многих животных. Повышенная активность снабженного двумя первичными органами многоклеточного приводила к удовлетворению потребности в пище; при этом, вероятно, поедались и более крупные растительные и животные организмы. Чтобы сделать это возможным, должны были возникнуть одно или несколько входных отверстий, которые могли привести к образованию рта.

Для описанной выше дифференцировки однородных особей на локомоторных и фагоцитов я могу привести еще следующие аналогии: у низших Coelenterata, как, например, у гидроидных полипов, некоторых медуз (например, Oceania, Phialidium, Cunina) вся энтодермальная стенка гастроваскулярной системы одинаково способна поглощать питательные частицы путем внутриклеточного пищеварения; все энтодермальные клетки явля-

ются фагоцитами, а также локомоторными элементами в тех случаях, когда они снабжены жгутиками. У других Coelenterata, как, например, у Aglaura среди Craspedota, у Siphonophora и Ctenophora, энтодерма, напротив, дифференцируется в амебоидные эпителиальные клетки, которые только одни поглощают пищу, и жгутиковые эпителиальные клетки, служащие для поддержания тока воды, но не способные заглатывать посторонние частицы. У губок мы видим совершенно сходное явление: у многих представителей жгутиковые клетки энтодермы действуют, как фагоциты, в то время как у некоторых кремневых губок эта роль переходит исключительно к амебоидным клеткам, так как энтодермальные жгутиковые клетки служат лишь для движения тока воды.

Что иммиграция особей с поверхности колонии во внутреннее пространство (которое, вероятно, было выполнено студенистым веществом) не исключает возможности поперечного деления других особей, понятно само собой, так же как и то обстоятельство, что при наступившей дифференцировке периферический продукт деления мог оставаться на месте, тогда как центрально расположенная дочерняя особь оказывалась внутри колонии в качестве фагоцита. Переходную форму между жгутиконосцами и многоклеточными, от которой произошли последние, я назвал прежде паренхимеллой. Теперь я хотел бы переименовать ее в *фагоцителлу* (Phagocytella), так как это название указывает на очень характерную особенность этой формы. Пока можно предположить, что фагоцителла обладала двумя первичными органами, кинобластом и фагоцитобластом, которые, однако, еще не так резко были отделены друг от друга, как зародышевые листки большинства Metazoa; вероятно, еще долгое время продолжалось пополнение фагоцитобласта внедряющимися клетками кинобласта. В отношении истории развития можно сказать, что яйца фагоцителлы (она должна была обладать половым размножением) претерпевали равномерное дробление, причем бластомеры делились в трех измерениях пространства, и что рано возникал бластоцель, который затем постепенно

заполнялся отдельными мигрирующими целыми клетками и центральными продуктами деления клеток.

Теория фагоцителлы согласуется с нашими знаниями в области морфологии и физиологии губок. Эмбриология различных губок обнаруживает разнообразие, почти превосходящее таковое у медуз; хотя они до сих пор еще далеко не достаточно изучены, но уже и сейчас можно утверждать, что в ходе эмбрионального развития этого типа животных встречаются как процессы иммиграции, так и деляминация и гаструляция.

В целом сказанное выше об эмбриологии медуз приложимо также и к разным способам образования энтодермы у губок. Первичные органы последних сохранились в относительно примитивном состоянии, так что распространение схемы зародышевых листков на слои тела губок представляет большие трудности, как я это неоднократно испытывал сам. Так как «энтодерма» часто переходит в «мезодерму», так что оба образования находятся в самой теснейшей связи,* я думаю, что оба слоя вместе следует рассматривать как фагоцитобласт. Что образующие фагоцитобласт клетки не возникают все сразу, но часто путем последующей миграции добавляются из эктодермы (например, у Halisarca), ни в какой мере не опорочивает нашего взгляда. Организация губок не представляет ничего такого, на чем вместе с Бальфуром и Бючли можно было бы обосновать их отделение от прочих Metazoa, так что я в этом отношении целиком могу стать на сторону большинства спонгиологов и в том числе К. Гейдера.**

Отсутствие одного ротового отверстия или же наличие многих входных пор можно считать весьма значительными различиями только в том случае, если этим образованиям приписывать неправильное генеалогическое значение; с точки зрения теории фагоцителлы указанные особенности тела губок, напротив, легко объяснимы. Преобладающая роль амебоидных клеток при приеме пищи была бы лишь в том случае странной, если мы у

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, стр. 374.

** Oscarella lobularis. См. указ. на стр. 435 соч., стр. 56.

губок могли бы говорить о дифференцированной мезодерме; но так как губки обладают еще фагоцитобластом, который должен рассматриваться как общий зачаток энто- и мезодермы, то указанный факт окажется, напротив, весьма понятным.

После того как я опубликовал мои взгляды в общих чертах в «Spongiologische Studien»,* Бальфур пришел уже в следующем году к выводам о развитии кишечнополостных, которые согласовались с основными положениями теории фагоцителлы. «Как это ни может показаться парадоксальным,— пишет английский эмбриолог,**—я не считаю невозможным, что кишечнополостные на самом деле имели предка, у которого пищеварительный канал был представлен физиологически сплошной массой амебоидных клеток. Этот предок был, может быть, кроме того, общим и для турбеллярий».

Представляется удивительным, что при подобном взгляде Бальфур столь решительно склоняется на сторону теории гастреи, а теорию паренхимеллы считает для себя неприемлемой. В последнее время Гетте*** повторил взгляд о близком родстве исходной формы кишечнополостных и турбеллярий (Acoela), так же как о паренхиматозном характере энтодермы у первичных Metazoa, не ссылаясь, впрочем, ни на Бальфура, ни на меня. Во всяком случае, из этого можно видеть, что число исследователей, чувствующих себя вынужденными принимать наличие

* Уже в моей работе об органах пищеварения пресноводных турбеллярий (в «Изв. Новоросс. о-ва естествоисп.», т. V, 1877) я писал следующее: «Если в самом деле турбелларии по существу своему настоящие паренхиматики, то оказывается, что в этом отношении существует основное сходство между низшими представителями двух исходных типов многоклеточных животных (Coelenterata и Vermes), т. е. между губками и турбелляриями. Сравнивая личинки первых (в особенности описанные О. Шмидтом личинки Amorphina) с низшими представителями последних, можно прийти к предположению, что оба названные класса скреплены между собою несравненно более тесным родством, чем это предполагалось прежде».[174]

** Handb. d. vergl. Embryol., т. I, 1880, стр. 172.

*** Abhandlungen z. Entwicklungsgeschichte d. Thiere, т. II, 1884, стр. 184 и сл.

фагоцителла-подобного этапа, постепенно увеличивается. Хотя новейшие исследования по анатомии Acoela (Клейненберга, Переяславцевой, И. Делажа и мои собственные) исправляют данные Граффа об отсутствии у этих турбеллярий мезодермы и нервной системы, тем не менее остается в силе тот факт, что органы пищеварения Acoela сохраняют очень примитивный характер. Если в последнее время утверждали, что названные черви обладают выраженной пищеварительной полостью, то я должен против этого возразить, что настоящие Acoela обнаруживают энтодермальный плазмодий, содержащий различной величины вакуоли, которые могут симулировать пищеварительную полость. Эти отношения я исследовал у прозрачной пелагической формы из Мессины (где она также многократно изучалась Клейненбергом) и совершенно убедился в правильности этих данных. Из эмбриологических исследований г-жи Переяславцевой* и Репяхова** как будто вытекает, что после дробления у изучавшихся ими Acoela наступает стадия гаструлы; последний из названных авторов*** делает из этого вывод, что Acoela представляют собой регрессивно видоизмененных червей. Я хотел бы возразить, что образование гаструлы далеко не обязательно следует рассматривать как генеалогически первичный процесс; мы видели в эмбриологии медуз, как гаструлы возникают полифилетически из разных первичных образований (в одном случае как архигаструла Nausithoë и Pelagia, в другом — как эпиболическая гаструла у Polyxenia leucostyla), так что ее возникновение в процессе филогенеза легко можно представить себе как вторичное эмбриональное приспособление. Кроме того, я должен заметить, что окончательное суждение о гаструле Acoela сможет быть высказано лишь после опубликования полностью работ г-жи Переяславцевой и Репяхова.[175]

* Sur le développement des Turbellaries. Zool. Anz., т. VIII, 1885, № 194, стр. 269.

** Там же, стр. 272.

*** В его диссертации на русском языке о Dinophilus, Одесса, 1886, стр. 47.

Так как, согласно развиваемому мною взгляду, гаструлы могут возникать независимо в ходе эмбрионального развития, то благодаря этому преодолеваются и даже совершенно обходятся многие затруднения теории гастреи. В этой связи я отсылаю к моим «Сравнительно-эмбриологическим исследованиям»,* где я посильно эту сторону вопроса осветил. В последние годы Блохман** и Седжвик*** пытались спасти теорию гастреи, приняв положение о том, что рот и анус — оба образуются из щелевидного бластопора. Они ссылаются при этом на исследования Бальфура над Peripatus и на данные, полученные у Aplysia и других Gasteropoda, и думают, что щелевидный бластопор, образующий рот и анус, принципиально может быть принят и для всех Metazoa. Главное затруднение теории гастреи таким путем, однако, не разрешается. С изложенной Седжвиком точки зрения, радиально построенные гаструлы иглокожих Pilidium и Polygordius должны рассматриваться как вторично сильно измененные личиночные формы. Эмбрионы же Gasteropoda, Peripatus, насекомых и червей с щелевидным бластопором с этой точки зрения представляют собой первичные состояния гаструлы. По этой же причине правильные бластулы названных выше первыми животных следует рассматривать как измененных потомков богатых желтком амфибластул других форм.

В генеалогии ануса, которая в цитированных выше теориях не получает достаточного объяснения, мы можем обнаружить те же ступени, которые приняли при образовании рта. У низших Metazoa мы видим возникновение двух (Ctenophora) или большего количества отверстий, служащих для выведения продуктов выделения, аналогично тому как у губок имеются многочисленные входные отверстия. У некоторых медуз Lafoeidae

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVII, 1882, стр. 286.

** Beiträge z. Kenntn. d. Entwicklung d. Gasteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVIII, 1883, стр. 406.

*** On the Origin of metameric Segmentation etc. Studies from the Morphol. Laboratory in the Univ. of Cambridge, т. II, 1884, ч. 1, стр. 82.

(Aequorea, Tima) имеются на особых папиллах многочисленные выделительные отверстия гастроваскулярной системы; некоторые Polyclada обладают сходными выделительными отверстиями на различных участках тела.[176] У Cycloporus Ланг* наблюдал выталкивание через такие отверстия пищеварительного аппарата капелек жидкости с различно окрашенными включениями. Эта находка приобретает тем большее значение, что Polyclada обладают, кроме того, еще особой выделительной системой.

В то время как часть фагоцитобласта превратилась в энтодерму, в которой амебоидные клетки постепенно приобрели эпителиальный характер, другая часть этого первичного органа дала мезодерму.

Сначала последняя выступала в виде единичных подвижных клеток, которые действовали так же, как раньше фагоциты. Подобное отношение мы находим у многих кишечнополостных (у которых в некоторых случаях еще добавляются бродячие клетки из эктодермы, как, например, у кораллов, по Ковалевскому и Мариону), у иглокожих, многих червей и т. д. Таким образом, обнаруживается известная гомодинамия в развитии мезодермы, так как она может образовываться в различных случаях путем миграции клеток. Наряду с тем, что вся мезодерма или часть ее постоянно сохраняет первичное состояние фагоцитобласта, у разных животных образуются еще особые мезодермальные мешки, которые отделяются от энтодермы, причем их клеточные стенки в той или иной степени теряют фагоцитарную функцию. Подобные отношения можно констатировать у Ambulacralia и у позвоночных животных. У других животных с более простым ходом развития, как, например, у червей, моллюсков и многих членистоногих, безрезультатно искали подобные мезодермальные мешки; возможно, что у них вся мезодерма возникает без участия настоящих энтодермальных мешков, но может быть за счет эктодермы. В таких случаях мезо-

* Die Polycladen (Fauna und Flora d. Golfes von Neapel), 1884, стр. 158.

дерма могла затем дифференцироваться на соматоплевру и спланхноплевру без мешковидной стадии. У Arthropoda с большим количеством питательного желтка мезодерма начинает функционировать очень рано, ее клетки пожирают желточные зерна и перерабатывают их. Это делает понятным, что до последнего времени мезодерму часто принимали за энтодерму. В зависимости от фагоцитобласта, а отчасти от кинобласта возникает и рано (например, у Ctenophora) или поздно отделяется в качестве самостоятельного зародышевого листка мезодерма, играющая в эмбриональном развитии важную роль. В противоположность авторам, которые допускают возникновение мезодермы из половых органов или мышц, я думаю, что она как часть фагоцитобласта, подобно последнему, играла роль при захвате и резорбции пищи.

О значении мезодермальных фагоцитов в физиологических и патологических процессах, так же как о морфологии мезодермы, я высказывался в других работах * и, чтобы избежать повторений, сошлюсь на них.

В заключение я хочу еще заметить, что выяснение вопроса о происхождении многоклеточных необходимо для того, чтобы получить фундамент для сравнительной морфологии. Но до тех пор, однако, пока в разработке проблемы зародышевых листков выражено антигенеалогическое направление, решение важнейших вопросов будет наталкиваться на непреодолимые трудности.[177] Поэтому я думаю, что при отсутствии положительных данных гипотетические построения могут считаться закономерными.

* Vergleichend-embryologische Studien, 3—5. Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXVII, 1882, стр. 286, и т. XLII, 1885, стр. 648. — Untersuch. über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen, Arbeiten des zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 147.— Untersuch. über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere, Biol. Centralbl., т. III, 1883, стр. 560.— Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien. Virchow's Archiv, т. XCVI, 1884, стр. 177.— Ueber die Beziehung der Phagocyten zu Milzbrandbacillen. Там же, т. XCVII, 1884, стр. 502.



ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I*

Рисунки 1—17 относятся к Tiara pileata. Al. Ag.

Рис. 1. Живое, только что отложенное яйцо. Увеличение 350 : 1.

Рис. 2. Двуклеточная стадия дробления, живой объект. Увеличение — окуляр 3 + 5-ая система Гартнака.

Рис. 3. Яйцо в начале второго дробления. 3+5.

Рис. 4. То же, несколько позже.

Рис. 5. Четырехклеточная стадия дробления с перемещающимися бластомерами. 3+5.

Рис. 6. Начало третьего дробления. 3+5.

Рис. 7. Восьмиклеточная стадия дробления с поверхности. 3+5.

Рис. 8. Шестнадцатиклеточная стадия дробления. *a — e,* верхний клеточный ряд. Увеличение 350 : 1.

Рис. 9. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. 350 : 1.

Рис. 10. Тот же эмбрион в начале следующей стадии дробления. Буквы указывают на одноименно обозначенные клетки рис. 8. 350 : 1.

Рис. 11. Бластула в оптическом разрезе, обработано уксусной кислотой. 3+5.

Рис. 12. Свободноплавающая однослойная личинка в оптическом разрезе после обработки уксусной кислотой. 350 : 1.

Рис. 13. Дальнейшая стадия с двумя первыми энтодермальными клетками: Обработано парами осмиевой кислоты. 350 : 1.

Рис. 14. Дальнейшая стадия образования энтодермы. Пикросерная кислота, алкоголь, борный кармин и т. д., бальзам.

Рис. 15. Двуслойная планула—с живого объекта. 250 : 1.

Рис. 16. Прикрепившаяся личинка. 160 : 1.

Рис. 17. Tiara-полип через 10 дней после откладки яйца. 160 : 1.

---

* За исключением немногих, все рисунки всех таблиц сделаны при помощи рисовальной призмы Нашэ. [По техническим причинам все рисунки уменьшены в настоящем издании на $^1/_{16}$ по сравнению с оригинальным изданием и рисунки каждой таблицы распределены на двух таблицах с единой нумерацией.—*Ред.*]

Рисунки 18—31 относятся к Rathkea fasciculata Häck.

Рис. 18. Только что отложенное яйцо, по живому экземпляру. 200 : 1.
Рис. 19. Стадия деления на два. 200 : 1.
Рис. 20. Начало второго дробления. 200 : 1.
Рис. 21. То же яйцо через полчаса. 200 : 1.
Рис. 22. Четырехклеточный зародыш. 200 : 1.
Рис. 23. Начало третьего дробления. 200 : 1.
Рис. 24. То же яйцо, зарисованное несколько позже. 200 : 1.
Рис. 25. То же яйцо после окончания третьего дробления. Буквы обозначают те же бластомеры, что на рис. 24. 200 : 1.
Рис. 26. Начало пятого дробления. 200 : 1.
Рис. 27. Тот же зародыш, несколько более развитый. 200 : 1.
Рис. 28. Бластула, рассматриваемая сверху. 200 : 1.
Рис. 29. Она же в оптическом разрезе. 200 : 1.
Рис. 30. Свободноплавающая личинка. 200 : 1.
Рис. 31. Другая личинка в начале образования энтодермы. Оптический продольный разрез. 200 : 1.

Рисунки 32—39. Oceania armata Köll.

Рис. 32. Только что отложенное яйцо с слизистой оболочкой. 75 : 1.
Рис. 33. Начало второго дробления. Зарисовано без рисовальной призмы.
Рис. 34. Девятиклеточная стадия. 75 : 1.
Рис. 35. Дальнейшая стадия дробления. 75 : 1.
Рис. 36. Стадия бластулы в состоянии деления.
Рис. 37. Бластула с лопастями, 17 часов после откладки яйца. 105 : 1.
Рис. 38. Свободноплавающая личинка, 39 часов после откладки яйца. 105 : 1.
Рис. 39. Oceania-полип, 18 дней после откладки яиц. 75 : 1.

Таблица II

Рисунки 1—12, 21—23, 25—36 относятся к Clytia flavidula mihi; рисунки 13—20, 24— к Clytia viridicans mihi

Рис. 1. Яйцо, изолированное из яичника с направительными клетками, по живому объекту. 105 : 1.
Рис. 2. Свежеотложенное яйцо. 105 : 1.
Рис. 3. Ядро только что отложенного яйца.
Рис. 4. Яйцо с делящимся ядром. Препарат, обработанный уксусной кислотой. 105 : 1.
Рис. 5. Начало деления яйца. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.
Рис. 6. Начало второго дробления. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 7. Несколько более ранняя стадия. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 8. Начало деления на 8 бластомеров, с живого объекта. 105 : 1.

Рис. 9. Переход к четвертому дроблению в оптическом разрезе. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 10. Шестнадцатиклеточная стадия в оптическом разрезе. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 11. Переходная стадия к пятому дроблению в оптическом разрезе. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 12. Бластула в оптическом разрезе. Обработка уксусной кислотой. 105 : 1.

Рис. 13. Свободноплавающая личинка бластула. *a* — укоротившаяся, подготовившаяся к делению клетка. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 230 : 1.

Рис. 14. Участок боковой части той же личинки с двумя подготовившимися к делению клетками. 870 : 1.

Рис. 15. Бластодермальные клетки заднего полюса сходной личинки при той же обработке. 870 : 1.

Рис. 16. Задний участок тела несколько более поздней стадии с первой мигрирующей клеткой *a*. 170 : 1.

Рис. 17. Клетка в момент иммиграции. 870 : 1.

Рис. 18. Личинка с двумя энтодермальными клетками. На верхнем полюсе находится подготовившаяся к делению бластодермальная клетка. 170:1.

Рис. 19. Дальнейшая стадия иммиграции. *a* — клетка, подготовившаяся к делению. 170 : 1.

Рис. 20. Шесть клеток из заднего конца той же личинки. *a* — та же клетка, что на рис. 19, *b* — клетка в состоянии поперечного деления. Обработка препаратов рис. 14—20 та же, что и на рис. 13.

Рис. 21. Продольный разрез через задний конец бластулы в начале иммиграции. *a* — клетка с измененным положением ядра, *b* — мигрировавшая клетка. Обработка: пикросерная кислота, борный кармин, бальзам. 350 : 1.

Рис. 22. Сходный препарат другой личинки. *a* — клетка в момент миграции из бластодермы. Обработка, как на рис. 21. 350 : 1.

Рис. 23. Продольный разрез через задний полюс более взрослой личинки. *a* — мигрировавшая клетка, *b* — клетка в момент миграции. Обработка, как на рис. 21 и 22. 350 : 1.

Рис. 24. Более поздняя стадия образования энтодермы в оптическом разрезе. *a* — клетка, подготовленная к делению. Обработка: осмиевая кислота, кармин Биля, глицерин. 230 : 1.

Рис. 25. Планула в первый день развития. Обработка, как на рис. 24. 105 : 1.

Рис. 26.
Рис. 27. } Три энтодермальные клетки той же личинки. 870 : 1.
Рис. 28.

Рис. 29.
Рис. 30. } Эктодермальные клетки несколько более развитой личинки. 870:1.

Рис. 31. Личинка, плавающая два дня. Обработка, как на рис. 24. 105: 1.

Рис. 32. Личинка на третий день свободной жизни, по живому объекту. 115 : 1.

Рис. 33.
Рис. 34. } Поперечные разрезы ранней личинки. Обработка, как на рис. 21. 390 : 1 и 350 : 1.

Рис. 35. Личинка в момент прикрепления, зарисовано по живому экземпляру. 105 : 1.

Рис. 36. Та же личинка десятью минутами позже. 105 : 1.

Таблица III

Рисунки 1 — 8 — Clytia flavidula; рис. 9 — C. viridicans; рис. 10 — 19 — Octorchis Gegenbauri Häck.; рис. 20—33— Mitrocoma Annae.

Рис. 1. Энтодермальная клетка с заглоченной соседкой. Из личинки на второй день свободной жизни. Осмиевая кислота, кармин Биля, глицерин. 870 : 1.

Рис. 2. Еще одна энтодермальная клетка в момент заглатывания другой клетки. *n* — ядро заглоченной клетки. Обработка, как на рис. 1. 870 : 1.

Рис. 3. Клетка, образующая стрекательную капсулу. 870 : 1.

Рис. 4. Энтодермальная клетка с зернистыми шарами, происходящими из заглоченных клеток; *m* — ядро заглоченной клетки. 870 : 1.

Рис. 5. Прикрепленная личинка. По живому объекту.

Рис. 6. Развившаяся далее прикрепившаяся личинка, $6^1/_2$ часов после прикрепления. По живому объекту. 105 : 1.

Рис. 7. Образование гидрокаулюса. 27 часов после прикрепления. Живой объект. 105 : 1.

Рис. 8. Полипы, развившиеся из трех прикрепленных личинок. 17 часов после прикрепления. Живой объект. 40 : 1.

Рис. 9. Гидрарий Cl. viridicans с почкой медузы. Живой объект. 40 : 1.

Рис. 10. Бластула с двумя мигрировавшими энтодермальными клетками. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 230 : 1.

Рис. 11. Участок из заднего конца бластулы с тремя энтодермальными клетками. Обработка, как на рис. 10. 540 : 1.

Рис. 12. То же при рассматривании с поверхности. 540 : 1.

Рис. 13. Изолированная клетка *a* рис. 11 и 12. 540 : 1.

Рис. 14. Личинка на более поздней стадии образования энтодермы в оптическом продольном разрезе. 230 : 1.

Рис. 15. Несколько более поздняя личинка в продольном оптическом разрезе. 270 : 1.

Рис. 16. Часть этой же личинки после ее придавливания. 870 : 1.

Рис. 17. Другая часть той же личинки. 870 : 1.

Рис. 18. Четыре клетки из заднего конца личинки в начале образования энтодермы. 870 : 1.

Рис. 19. Octorchis-полип на восьмой день развития. 105 : 1.

Рис. 20. Верхний конец яйца с ядром и направительной клеткой. 350 : 1.

Рис. 21. Свежеотложенное яйцо. 200 : 1.

Рис. 22. Верхний конец яйца с приближающимся сперматозоидом. 550 : 1.

Рис. 23. Проникновение сперматозоида. 550 : 1. Рис. 20—23 — с живых объектов.

Рис.24. Верхний конец оплодотворенного яйца с направительной ямкой. 550 : 1.

Рис. 25. Сходная стадия с ядром спермия, лежащим под ядром яйца. 550:1.

Рис. 26. Оплодотворенное яйцо после выравнивания ямки. 550 : 1.

Рис. 27. Дальнейшая стадия с небольшим количеством псевдоподий. 550 : 1.

Рис. 28. Неоплодотворенное яйцо с далеко отстоящим семенным ядром. 550 : 1. Рисунки 24—28 нарисованы по препаратам, обработанным осмиевой кислотой, кармином Биля и глицерином.

Рис. 29. Восьмиклеточная стадия дробления. 200 : 1.

Рис. 30. То же через четверть часа. 200 : 1.

Рис. 31. Переходная стадия между третьим и четвертым дроблением. Обработано уксусной кислотой. 250 : 1.

Рис. 32. Переходная стадия между четвертым и пятым дроблением. 250 : 1.

Рис. 33. Молодая стадия бластулы. С живого объекта. 250 : 1.

Таблица IV

Рисунки 1—16 — Mitrocoma Annae Häck.; рис. 17—31 — Laodice cruciata L. Ag.

Рис. 1. Изображенная на рис. 33, табл. III, бластула, рассматриваемая сверху. С живого объекта. 250 : 1.

Рис. 2. Свободноплавающая личинка бластула (реснички не изображены), 12 часов после откладки яйца. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 200 : 1.

Рис. 3. Три сросшиеся бластулы. Осмиевая кислота. 250 : 1.

Рис. 4. Личинка бластула с начавшимся образованием энтодермы, 16 часов после откладки яиц (реснички не изображены). Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 250 : 1.

Рис. 5. Задний конец личинки на подобной же стадии развития в оптическом продольном разрезе. *a* — обычная бластодермальная клетка, *b* — клетка, которая связана с поверхностью лишь тонким стебельком. Обработка, как на рис. 4. 390 : 1.

Рис. 6. То же самое, вид с поверхности. *a* — обозначает ту же клетку, что на рис. 5. 390 : 1.

Рис. 7. Клетка, изолированная путем придавливания. 540 : 1.

Рис. 8. Личинка с почти заполненной полостью дробления (реснички не изображены). Обработка, как на рис. 4. 250 : 1.

Рис. 9. Плавающая планула. С живого объекта.

Рис. 10. Большая планула, образовавшаяся из трех бластул.

Рис. 11. Прикрепившаяся личинка на шестой день развития. 105 : 1.

Рис. 12. Другая личинка на седьмой день развития. 105 : 1.

Рис. 13. Крупная прикрепившаяся личинка, происшедшая, вероятно, в результате соединения нескольких бластул. 105 : 1.

Рис. 14. Образование полипоидных почек. 75 : 1.

Рис. 15. Участок гидроризы с почти готовым полипом, семнадцать дней после откладки яйца. 105 : 1.

Рис. 16. Участок гидроризы с готовым полипом. 105 : 1. Рисунки 9—16 по живым объектам.

Рис. 17. Зародышевый пузырек яйца из яичника. 160 : 1.

Рис. 18. Другой пузырек с начавшимся распадом ядрышка. 160 : 1.

Рис. 19. Верхний конец яйца из яичника после обработки уксусной кислотой. 550 : 1.

Рис. 20. Верхний конец другого яйца из яичника с ядерным веретеном. Обработка уксусной кислотой. 550 : 1.

Рис. 21. Верхний конец только что отложенного яйца. По живому объекту. 550 : 1.

Рис. 22. Верхний конец другого яйца после выделения направительного тельца, тоже с живого объекта. 550 : 1.

Рис. 23. Целое яйцо через 10 минут после откладки, с живого объекта. 170 : 1.

Рис. 24. Стадия бластулы в начале периода плавания. 170 : 1.

Рис. 25. Клетки нижнего полюса другой бластулы, 14 часов после откладки яиц. 230 : 1.

Рис. 26. Свободноплавающая бластула (18 часов развития). Пары осмиевой кислоты. 170 : 1.

Рис. 27. Дальше развитая личинка после исчезновения белого полюса. 170 : 1.

Рис. 28. Задний конец личинки с белым полюсом. Обработано уксусной кислотой. 230 : 1.

Рис. 29. Несколько клеток из заднего конца более развитой личинки. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. *a* — клетка, прикрепляющаяся к поверхности лишь тонкой нитью. 550 : 1.

Рис. 30. Образование первых энтодермальных клеток. Обработано уксусной кислотой. 230 : 1.

Рис. 31. Продольный разрез через задний конец личинки после начала образования энтодермы. *a* — находящаяся в состоянии деления энтодермальная клетка. Пикросерная кислота, борный кармин, канадский бальзам.

Таблица V

Рис. 1 — Laodice cruciata. Рис. 2—25 — Liriope mucronata Geg.

Рис. 1. Часть колонии через 14 дней после откладки яйца. Живой объект, 105 : 1.

Рис. 2. Отложенное яйцо. Обработка уксусной кислотой. 200 : 1.

Рис. 3. Начало деления на четыре. 200 : 1.

Рис. 4. Это же яйцо через несколько минут. 200 : 1.

Рис. 5. То же, после окончания второго дробления. 200 : 1.

Рис. 6. Начало третьего дробления. Обозначения на рис. 3—6 указывают на одни и те же бластомеры. 200 : 1.

Рис. 7. То же яйцо в момент третьего дробления. 200 : 1.

Рис. 8. То же яйцо после окончания третьего дробления. 200 : 1.

Рис. 9. Восьмиклеточный зародыш, по живому объекту.

Рис. 10. Начало четвертого дробления. Рисунок с живого объекта.

Рис. 11. Шестнадцатиклеточный зародыш, в оптическом разрезе по живому объекту. Рисунки 9—11 зарисованы без рисовальной призмы.

Рис. 12. Шестнадцатиклеточная стадия, вид с поверхности. Обработано уксусной кислотой. 200 : 1.

Рис. 13. То же в оптическом разрезе. 200 : 1.

Рис. 14. Стадия в начале образования энтодермы. Обработка уксусной кислотой. 200 : 1.

Рис. 15. То же в оптическом разрезе. Обозначения на рис. 14 и 15 указывают на одни и те же клетки. 200 : 1.

Рис. 16. Другой эмбрион в момент образования энтодермы, вид с поверхности. Обработка уксусной кислотой. *a* — клетка в состоянии поперечного деления.

Рис. 17. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. *a* — та же клетка, как на рис. 16. 280 : 1.

Рис. 18. Эмбрион, проделавший деляминацию. Обработка уксусной кислотой. 280 : 1.

Рис. 19. Другой эмбрион после окончания деляминации. Живой объект. 200 : 1.

Рис. 20. Тот же эмбрион после обработки уксусной кислотой, то же в оптическом разрезе. 200 : 1.

Рис. 21. Личинка на третий день развития. Обработка уксусной кислотой. 200 : 1.

Рис. 22. Личинка на пятый день развития. Обработка уксусной кислотой. 160 : 1.

Рис. 23. Личинка на шестой день развития. Обработка уксусной кислотой. 160 : 1.

Рис. 24. Утолщение эктодермы у личинки. 280 : 1.

Рис. 25. Личинка со щупальцами в оптическом разрезе. 160 : 1.

Таблица VI

Рис. 1—3— Liriope mucronata; рис. 4—12 — Geryonia proboscidalis Esch.; рис. 13—15 — Rhopalonema velatum Geg.

Рис. 1. Шестидневная личинка. *v* — velum. 160 : 1.

Рис. 2. Шестидневная личинка в оптическом разрезе. *o* — ротовое отверстие, *e* — энтодермальная пластинка, *v* — velum. Обработано осмиевой кислотой с уксусной кислотой. 160 : 1.

Рис. 3. То же, при рассматривании с оральной поверхности. 160 : 1.

Рис. 4. Эмбрион в период образования энтодермы, с поверхности. Обработка осмиевой с уксусной кислотой.

Рис. 5. То же в оптическом разрезе. *a* — *c* — клетки с образующимся ядерным веретеном, *e* — только что разделившиеся.

Рис. 6. Дальнейшая стадия деляминации; у *a* и *b* еще можно видеть следы связи с эктодермальными клетками.

Рис. 7. 72-часовой зародыш в оптическом разрезе. Обработка осмиевой с уксусной кислотой. 75 : 1.

Рис. 8. Нижний слой энтодермального пузыря того же зародыша. 105 : 1.

Рис. 9. Верхний слой энтодермального пузыря его же. 105 : 1.

10. Эктодерма. Место перехода центрального утолщения к периферии. Тот же эмбрион. 350 : 1.

Рис. 11. Семидневная личинка. *v* — velum. 75 : 1.

Рис. 12. Эктодермальное утолщение той же личинки. *v* — velum. 160 : 1.

Рис. 13. Плавающая морула с поверхности. Пары осмиевой кислоты. 180 : 1.

Рис. 14. То же в оптическом разрезе. 180 : 1.

Рис. 15. Дальнейшая стадия дифференцировки энтодермы. Обработка осмиевой и уксусной кислотой. 180 : 1.

Таблица VII

Рис. 1—31 — Aglaura hemistoma

Рис. 1. Свежеотложенное яйцо, по живому объекту. 250 : 1.

Рис. 2. То же после обработки смесью осмиевой и уксусной кислоты. 250 : 1.

Рис. 3. Начало деления надвое. 250 : 1.

Рис. 4. Яйцо, разделившееся на 2 бластомера. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 5. Четырехклеточная стадия. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 6. Третье дробление, вид сверху. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 7. Тот же зародыш в профиль. 250 : 1.

Рис. 8. Тот же зародыш в начале четвертого дробления, получас ом позже, чем на рис. 6 и 7. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 9. Тот же зародыш, зарисован через три четверти часа после предыдущего рисунка; начало вращающегося движения. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 10. Тот же зародыш на несколько более ранней стадии (полчаса после рис. 8). Живой объект. 250 : 1.

Рис. 11. Дальнейшая стадия дробления. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 12. Тот же эмбрион через полчаса. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 13. Стадия морулы. Живой объект. 350 : 1.

Рис. 14. Двуслойная личинка (реснички не нарисованы). 350 : 1.

Рис. 15. Свободноплавающая личинка. *a* — клетка оси щупальца. Живой объект. 350 : 1.

Рис. 16. Другая личинка на сходной стадии. *a* — как на рис. 15. Живой объект. 350 : 1.

Рис. 17. Энтодермальная клетка той же личинки после обработки осмиевой и уксусной кислотой. 540 : 1.

Рис. 18. Эктодермальная клетка той же личинки, та же обработка. 540 : 1.

Рис. 19. Личинка со стрекательными капсулами. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 20. Более развитая личинка. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 21. Личинка с торчащими щупальцами. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 22. Более развитая личинка с гастроваскулярной трубкой. 350 : 1.

Рис. 23. Личинка с зачатками двух следующих пар щупалец. Живой объект. 350 : 1.

Рис. 24. Личинка в возрасте приблизительно 45 часов. Живой объект. 350 : 1.

Рис. 25. Личинка в возрасте 52 часов. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 26. Последняя из личинок, полученных из яйца. Зарисовано без призмы по живому объекту.

Рис. 27. Та же личинка с оральной поверхности.

Рис. 28. Восьмищупальцевая личинка, полученная из планктона. Живой объект. 105 : 1.

Рис. 29. Личинка с двенадцатью щупальцами. Живой объект. 105 : 1.
Рис. 30. То же в профиль. 105 : 1.
Рис. 31. Ее диск сверху. 105 : 1.

Таблица VIII

Рис. 1 — Aglaura hemistoma; рис. 2—36 — Polyxenia leucostyla

Рис. 1. Молодая Aglaura с особенностями Trachynema ciliatum. 75 : 1.
Рис. 2. Только что отложенное яйцо с поверхностно лежащим ядром. Живой объект. 200 : 1.
Рис. 3. Начало первого дробления. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 4. Несколько более поздняя стадия. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 5. Кольцевое дробление с образованием складок. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 6. Конец первого дробления. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 7. Более прочное соединение обоих бластомеров. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 8. Подготовка ко второму дроблению. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 9. Начало второго дробления. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 10. Более поздний момент второго дробления. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 11. То же яйцо шестью минутами позже. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 12. То же яйцо семнадцатью минутами позднее по сравнению с рис. 11. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 13. То же яйцо еще через 12 минут. Живой объект. 160 : 1.
Рис. 14. Четырехклеточная стадия с неравными бластомерами. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 200 : 1.
Рис. 15. Восьмиклеточная стадия. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 200 : 1.
Рис. 16. Та же стадия. Живой объект. 250 : 1.
Рис. 17. Восьмиклеточная стадия с неравными бластомерами. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 200 : 1.
Рис. 18. Переходная стадия между третьим и четвертым дроблением. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 200 : 1.
Рис. 19. Четвертое дробление. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.
Рис. 20. Тот же объект в ином положении. Буквы обозначают те же клетки, что на рис. 19. 200 : 1.
Рис. 21. Шестнадцатиклеточная стадия в оптическом разрезе. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.
Рис. 22. Тот же объект при рассматривании с поверхности. Буквенные обозначения на рис. 21 и 22 указывают на одни и те же клетки.

Рис. 23. Стадия дробления с поперечным делением бластомеров в оптическом разрезе. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 24. Тот же эмбрион при рассмотрении с поверхности. Буквы обозначают те же клетки, что на рис. 23. 250 : 1.

Рис. 25. Четырнадцатиклеточная стадия дробления при рассматривании сверху. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 26. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. Буквы на рис. 25 и 26 указывают на одни и те же клетки. 250 : 1.

Рис. 27. Пятнадцатиклеточная стадия дробления с 12 мелкими и 3 крупными бластомерами. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 28. Шестнадцатиклеточная стадия при рассматривании сверху. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 29. То же в оптическом разрезе. Буквенные обозначения на рис. 28 и 29 указывают на одни и те же клетки.

Рис. 30. Эмбрион, состоящий приблизительно из 24 клеток, при рассматривании сверху. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 31. Тот же зародыш в оптическом разрезе. Буквенные обозначения, как на рис. 30. 250 : 1.

Рис. 32. Эмбрион, состоящий приблизительно из 32 клеток, при рассматривании с поверхности. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 33. То же в оптическом разрезе. 250 : 1.

Рис. 34. Более поздняя стадия развития с крупными центральными и более мелкими периферическими клетками. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Рис. 35. То же в оптическом разрезе. Буквенные обозначения указывают на одни и те же клетки, что и на рис. 34. 250 : 1.

Рис. 36. Зародыш с двумя листками. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 250 : 1.

Таблица IX

Рисунки 1—30 — Aeginopsis mediterranea J. Müll.

Рис. 1. Свежеотложенное яйцо. 135 : 1.

Рис. 2. Двуклеточная стадия дробления. Зарисовка при жизни без рисовальной призмы.

Рис. 3. Начало второго дробления. Без призмы.

Рис. 4. Конец второго дробления. Без призмы.

Рис. 5. Четырехклеточная стадия дробления. 105 : 1.

Рис. 6. Подготовка к третьему дроблению. 105 : 1.

Рис. 7. То же яйцо в начале третьего дробления. 105 : 1.

Рис. 8. То же через 25 минут. 105 : 1.

Рис. 9. Восьмиклеточная стадия. Пары осмиевой кислоты, борный кармин, глицерин. 200 : 1.

Рис. 10. Начало четвертого дробления. Пары осмиевой кислоты, глицерин. 105 : 1.

Рис. 11. Шестнадцатиклеточный эмбрион в оптическом разрезе. Пары осмиевой кислоты, борный кармин, глицерин. 200 : 1.

Рис. 12. Тот же эмбрион, вид с поверхности. Буквенные обозначения указывают на те же клетки, что и на рис. 11. 200 : 1.

Рис. 13. Другой шестнадцатиклеточный эмбрион при рассматривании сверху. Пары осмиевой кислоты, борный кармин, глицерин. 180 : 1.

Рис. 14. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. Буквенные обозначения указывают на те же клетки, что и на рис. 13. 180 : 1.

Рис. 15. Эмбрион, состоящий приблизительно из 32 клеток, с поверхности. Пары осмиевой кислоты, борный кармин, глицерин. 200 : 1.

Рис. 16. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. Буквенные обозначения указывают на те же клетки, что и на рис. 15. 200 : 1.

Рис. 17. Тот же эмбрион в другом положении, с поверхности. 200 : 1.

Рис. 18. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. *l*, *m* — обозначают те же клетки, что на рис. 17. 200 : 1.

Рис. 19. Эмбрион из 32 клеток, вид с поверхности. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.

Рис. 20. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. Буквенные обозначения указывают на те же клетки, что на рис. 19. 200 : 1.

Рис. 21. Изолированные клетки того же эмбриона. *a*— клетка, переходящая в энтодерму, *b* — настоящая энтодермальная клетка, *c* — две готовые энтодермальные клетки. 200 : 1.

Рис. 22. Эмбрион, состоящий из 59 клеток. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.

Рис. 23. Тот же эмбрион в оптическом разрезе. Буквенные обозначения указывают на те же клетки, что и на рис. 22. 200 : 1.

Рис. 24. Участок того же эмбриона после его разрушения. 200 : 1.

Рис. 25. Двуслойная, одетая ресничками личинка в оптическом разрезе. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.

Рис. 26. Удлиненная личиночная форма. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 200 : 1.

Рис. 27. Более поздняя личиночная стадия. Пары осмиевой кислоты, кармин Биля, глицерин. 100 : 1.

Рис. 28. Клетки той же личинки после ее разрушения. *a* — эктодермальные клетки, *b* — энтодермальные клетки. 540 : 1.

Рис. 29. Двущупальцевая безротая личинка. 105 : 1.

Рис. 30. Личинка на четвертый день, по живому объекту. 160 : 1.

Таблица X

Рис. 1—22 — Nausithoë marginata Köll.; рис. 23—28 — Pelagia noctiluca

Рис. 1. Верхний конец свежеотложенного яйца, зарисовка по живому объекту. *p* — направительная клетка, *s* — спермии. 170 : 1.
Рис. 2. Свежеотложенное яйцо. 105 : 1.
Рис. 3. Изолированная направительная клетка после обработки уксусной кислотой. 540 : 1.
Рис. 4. Первое дробление, с живого объекта. 105 : 1.
Рис. 5. То же яйцо через полчаса. 105 : 1.
Рис. 6. Начало второго дробления, вид с верхнего полюса. Живой объект. 105 : 1.
Рис. 7. Восьмиклеточная стадия. Живой объект. 105 : 1.
Рис. 8. Начало четвертого дробления. Живой объект. 105 : 1.
Рис. 9. Стадия бластулы, через 22 часа после откладки яиц. Оптический разрез. 180 : 1.
Рис. 10. То же, вид с поверхности. 180 : 1.
Рис. 11. Плавающая личинка бластула в оптическом разрезе. Живой объект. *a* — клетка, подготовившаяся к делению. 180 : 1.
Рис. 12. Двухдневная личинка в начале инвагинации. Пары осмиевой кислоты. 180 : 1.
Рис. 13. Дальнейшая стадия инвагинации. Пары осмиевой кислоты. 180 : 1.
Рис. 14. Бластопор и окружающие его клетки у той же личинки. 180 : 1.
Рис. 15. Бластопор другой гаструлы. 180: 1.
Рис. 16. 52-часовая гаструла. 180 : 1.
Рис. 17. Ее бластопор. 180 : 1.
Рис. 18. Дальнейшая стадия после закрытия бластопора. 180 : 1.
Рис. 19. Шестидневная личинка. Обработка осмиевой кислотой. 180 : 1.
Рис. 20. Клетки свободноплавающей шестидневной личинки. Пары осмиевой кислоты, глицерин. *A* — эктодермальные клетки; *B* — эктодермальная клетка со стрекательной капсулой; *C*, *D* — эктодермальные клетки с нитевидными отростками. 540 : 1.
Рис. 21. Прикрепившаяся личинка, с живого объекта. 105 : 1.
Рис. 22. Развившаяся далее прикрепленная стадия. 75 : 1.
Рис. 23. Гаструла в оптическом разрезе. Пикросерная кислота, борный кармин, канадский бальзам. *a* — эктодермальная клетка, подготовившаяся к делению, *b* — энтодермальная клетка, подготовившаяся к делению.
Рис. 24. Продольный разрез через гаструлу.
Рис. 25. Личинка в возрасте четырех дней, рисунок по живому объекту.
Рис. 26. Несколько более развитая личинка.

Рис. 27. Продольный разрез на такой же стадии.

Рис. 28. Только что принявшая плоскую форму Pelagia со стороны ротовой поверхности. Пикросерная кислота, борный кармин, канадский бальзам.

Таблица XI

Рис. 1—37 — Cunina proboscidea Metschn.

Рис. 1. Часть половых органов в оптическом разрезе, рисунок по живому объекту. 350 : 1.

Рис. 2. Группа клеток из того же яичника in situ. Живой объект. 870 : 1.

Рис. 3. Живая амебоидная половая клетка в морской воде. 870 : 1.

Рис. 4. Амебоидные клетки из субумбреллярного студня той же особи. Живой объект. 870 : 1.

Рис. 5. Яйца из яичника, после обработки осмиевой кислотой (0.5%). 870 : 1.

Рис. 6. Зрелое яйцо из яичника. Обработка 2% уксусной кислотой. 870 : 1.

Рис. 7. Срез через участок семенника с прилежащей частью энтодермы. *a* — *e* — амебоидные половые клетки. 540 : 1.

Рис. 8. Другой разрез через семенник и энтодерму. *a* — *e* — амебоидные половые клетки. 540 : 1.

Рис. 9. Участок среза через энтодерму, перегруженную амебоидными клетками. 540 : 1.

Рис. 10.} Амебоидные клетки из субумбреллярного студня незрелой самки.
Рис. 11.} Обработано осмиевой кислотой. 870 : 1.

Рис. 12.} Такие же клетки из студня самца. Обработано осмиевой кис-
Рис. 13.} лотой. 870 : 1.

Рис. 14. Амебоидная клетка того же самца с отложениями хроматина в ядре. Обработано осмиевой кислотой. 870 : 1.

Рис. 15. Другая амебоидная клетка с хроматином в ядре. Осмий. 870 : 1.

Рис. 16. Другая амебоидная клетка с хроматиновой сетью. Осмий. 870 : 1.

Рис. 17. Другая клетка со звездообразной хроматиновой массой. Осмий. 870 : 1.

Рис. 18. Амебоидная клетка с косовидной хроматиновой массой. Осмий. 870 : 1.

Рис. 19. Амебоидная клетка с начавшимся делением ядра. Осмий. 870 : 1.

Рис. 20. Другая амебоидная клетка с разделившимся ядром. Осмий. 870 : 1.

Рис. 21. Сходная стадия деления. Осмий. 870 : 1.

Рис. 22. Подготовка к клеточному делению. Осмий. 870 : 1.

Рис. 23. Начавшееся клеточное деление. Осмий. 870 : 1.

Рис. 24. Окончание этого процесса. Осмий. 870 : 1.

Рис. 25. Сходная стадия с округляющимся ядром. Осмий. 870 : 1.
Рис. 26. Две тесно соприкасающиеся амебоидные клетки. Осмий. 870 : 1.
Рис. 27. Амебоидная клетка, обрастающая другую. Осмий. 870 : 1.
Рис. 28. Амебоидная клетка из перониального канала самца. Обработка осмиевой кислотой, кармином Биля, глицерином. *a* — амебоидная клетка в момент захвата другой; *b*, *c* — амебоидные клетки. 870 : 1.
Рис. 29. Амебоидная клетка с заключенной в нее спорой. Осмий. 870 : 1.
Рис. 30. Другая амебоидная клетка со спорой, разделившейся на две клетки. Осмий, кармин Биля, глицерин. 870 : 1.
Рис. 31. Амебоидная клетка с четырехклеточной стадией дробления споры. Осмий. 870 : 1.
Рис. 32. Стадия с восемью бластомерами. Осмий, кармин Биля, глицерин. 870 : 1.
Рис. 33. Дальнейшая стадия с двенадцатью клетками дробления. 870 : 1.
Рис. 34. Эмбрион с двумя листками. Осмий, кармин Биля, глицерин. 540 : 1.
Рис. 35. Дальнейшая стадия. Та же обработка. 350 : 1.
Рис. 36. Продольный разрез на аналогичной стадии. 540 : 1.
Рис. 37. Амебоидные клетки из перониального канала самца. *a* — клетка с тремя клетками дробления споры; *b*, *d* — амебоидные клетки. Осмий, кармин Биля, глицерин. 870 : 1.

Таблица XII

Рис. 1 — 21 — Cunina proboscidea

Рис. 1. Безротая споровая личинка, рисунок с живого объекта. 250 : 1.
Рис. 2. Более развитая стадия: личинка снабжена ртом и почкой (реснички не изображены). Живой объект. 105 : 1.
Рис. 3. Более крупная личинка (реснички не изображены, так же как и на рис. 5 и 6). Живой объект. 75 : 1.
Рис. 4. Личинка, несущая почки, в оптическом продольном разрезе. Живой объект. 115 : 1.
Рис. 5. Личинка с подушкообразным половым зачатком. Живой объект. 40 : 1.
Рис. 6. Сходная стадия. Живой объект.
Рис. 7. Половозрелая самка. *ov* — ovarium, *v* — velum. Живой объект. 13 : 1.
Рис. 8. Та же медуза в профиль. 3 : 1.
Рис. 9. Зрелое яйцо, рисунок по живому объекту. 870 : 1.
Рис. 10. *a* — спермий основной генерации. Живой объект. *b* — спермий второй генерации. Живой объект. 540 : 1.

Рис. 11. Краевое тельце медузы второй генерации. Живой объект. 250 : 1.

Рис. 12. Продольный разрез через снабженную ртом личинку. 160 : 1.

Рис. 13. Продольный разрез через несущую почку личинку. 105 : 1.

Рис. 14. Половина продольного разреза через более взрослую личинку. *sv* — зачаток субумбреллы и паруса. 105 : 1.

Рис. 15. Участок продольного разреза через молодую медузу. 250 : 1.

Рис. 16. Участок разреза на дальнейшей стадии. *el* — энтодермальная пластинка, *n* — зачаток нервного кольца.

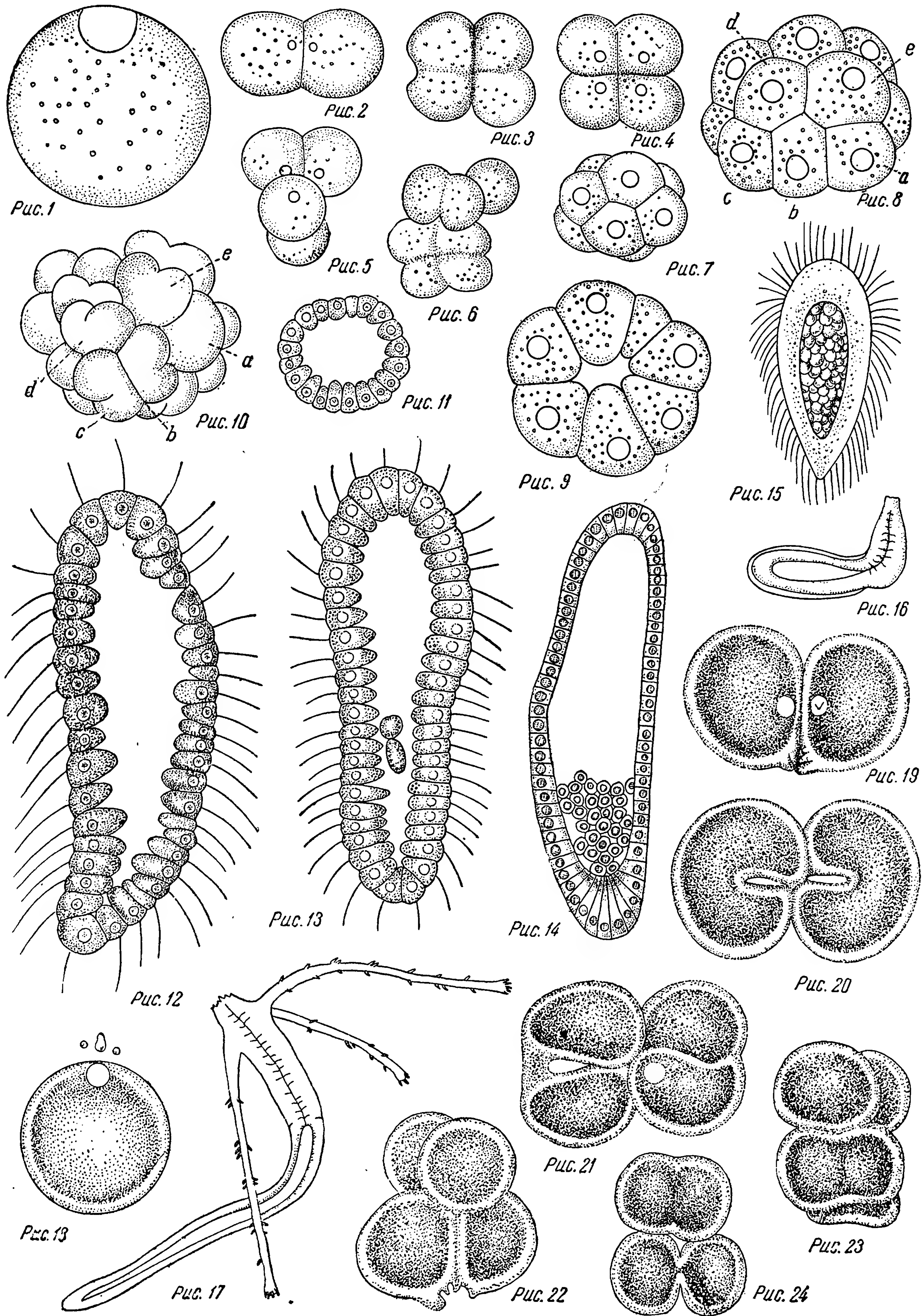
Рис. 17. Участок разреза через зрелую самку второй генерации. *el* — энтодермальная пластинка.

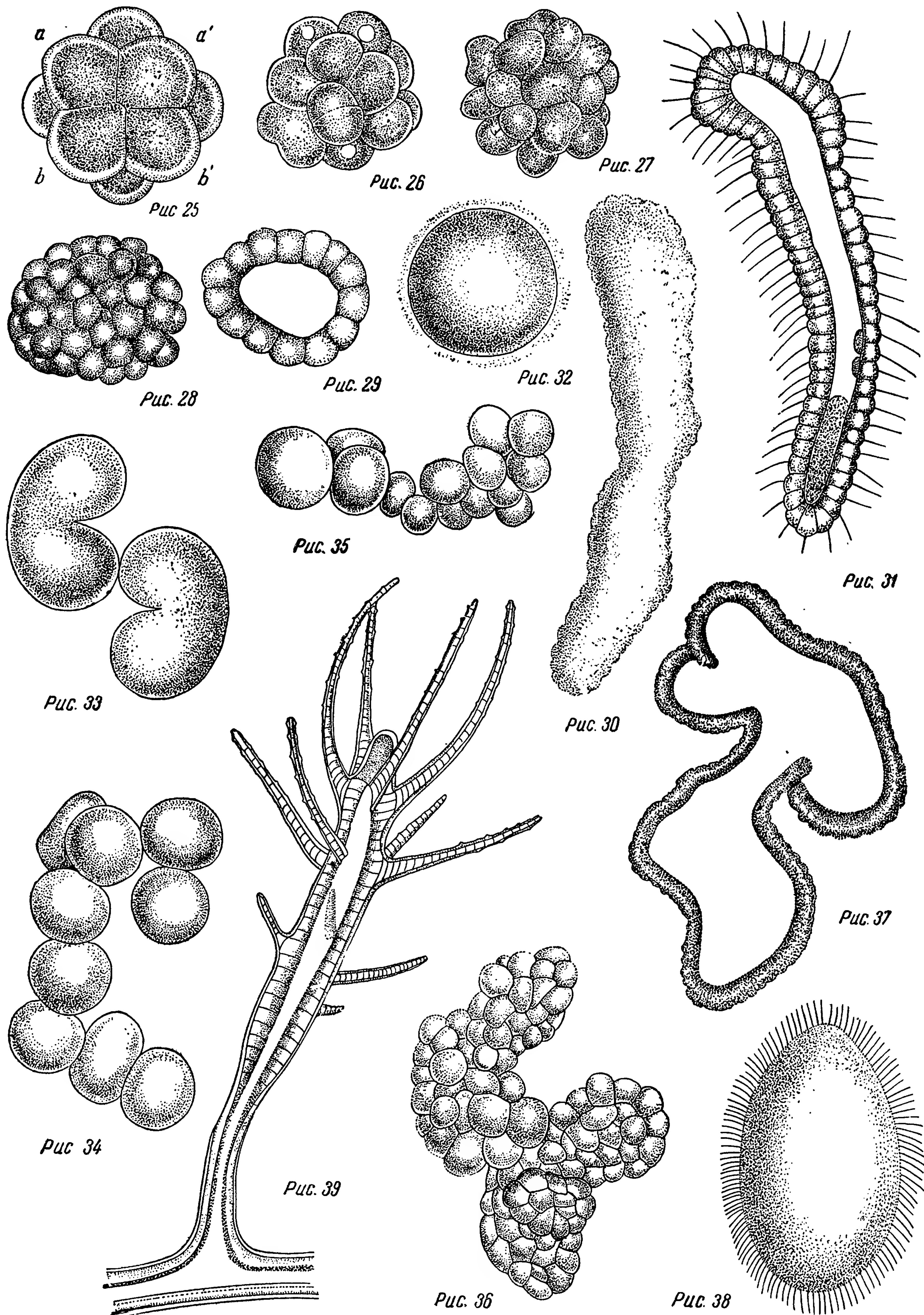
Рис. 18. Мускульная клетка придавленной личинки. 870 : 1.

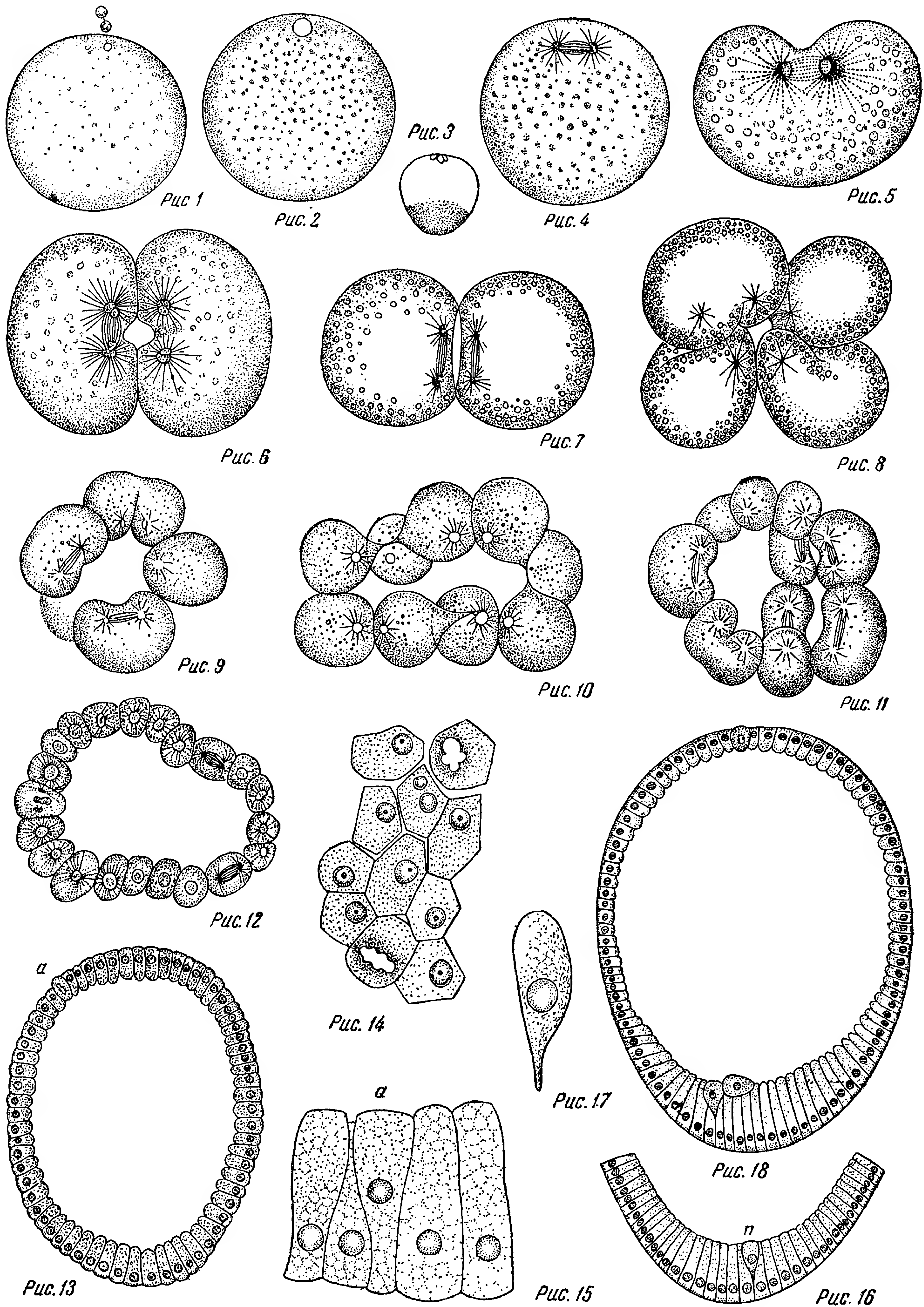
Рис. 19. Ее же нервные клетки. 870 : 1.

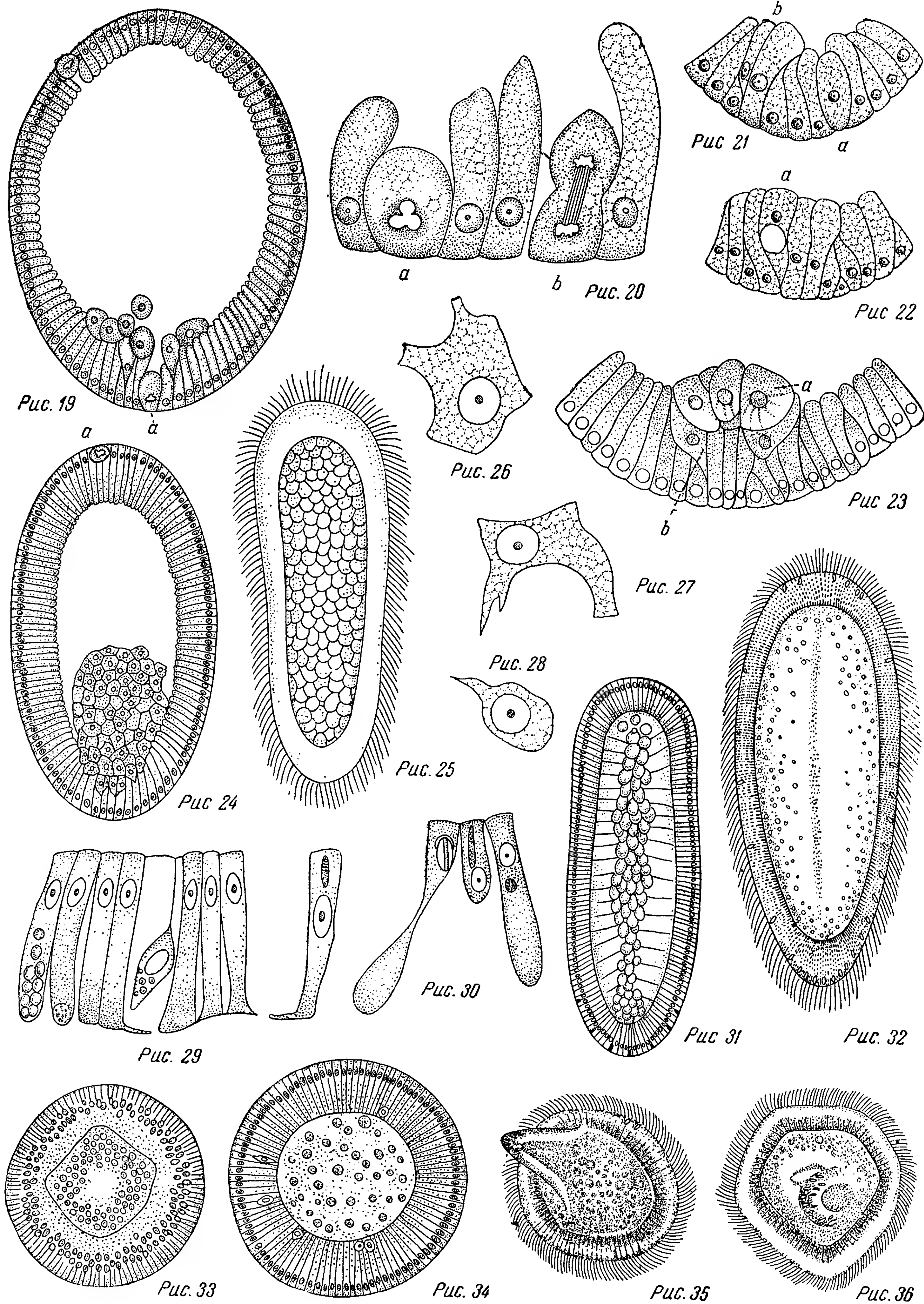
Рис. 20. Нервные клетки более взрослой личинки. 870 : 1.

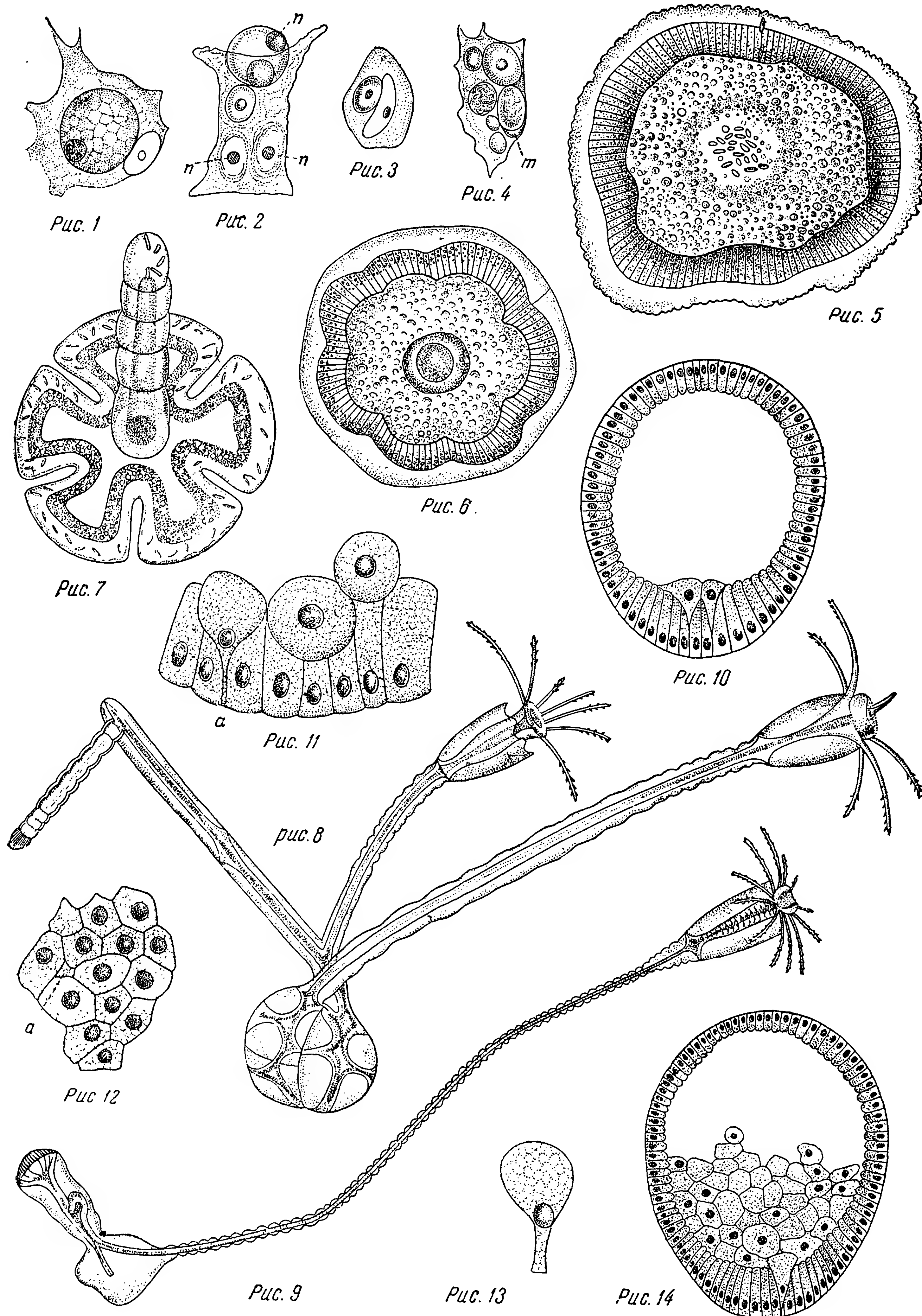
Рис. 21. Участок нервного кольца зрелой медузы второй генерации. 870 : 1.

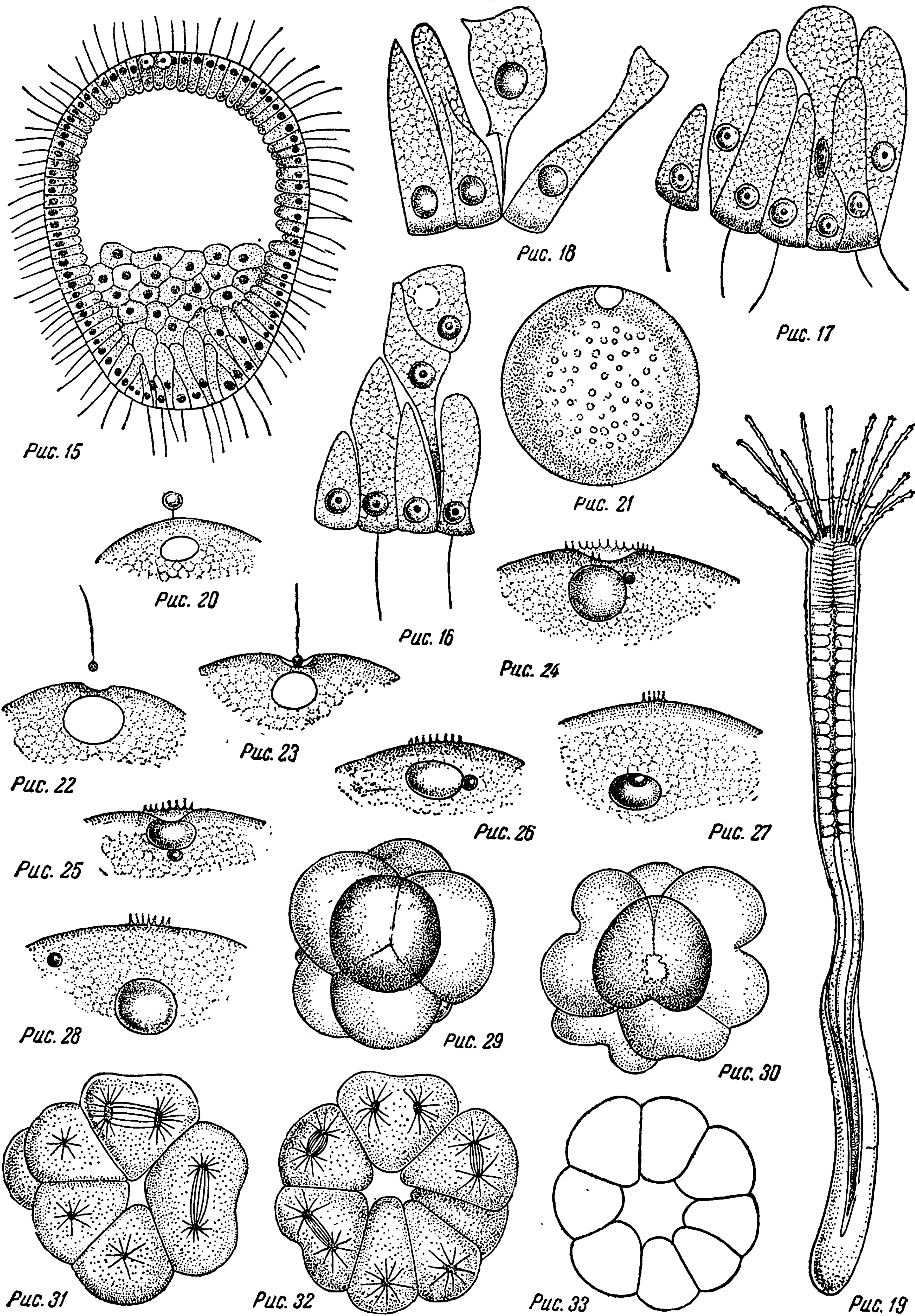

Рис. 1
Рис. 2
Рис. 3
Рис. 4
d
e
a
c
b
Рис. 8
Рис. 5
Рис. 6
Рис. 7
e
a
d
c
b
Рис. 10
Рис. 11
Рис. 9
Рис. 15
Рис. 16
Рис. 19
Рис. 13
Рис. 14
Рис. 12
Рис. 20
Рис. 18
Рис. 17
Рис. 22
Рис. 21
Рис. 24
Рис. 23

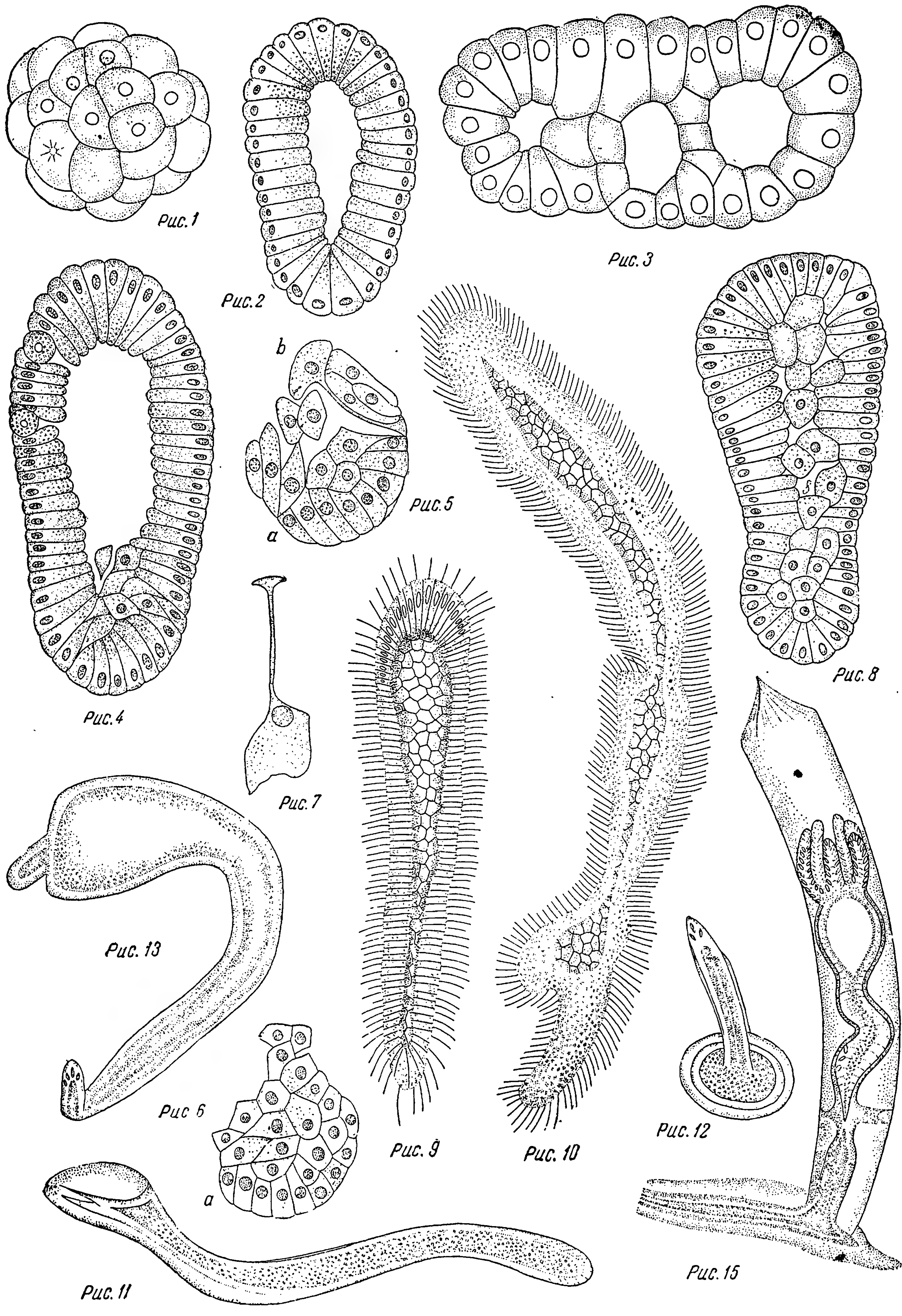

a
a'
b
b'
Рис 25
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 28
Рис. 29
Рис. 32
Рис. 31
Рис. 35
Рис. 33
Рис. 30
Рис. 37
Рис 34
Рис. 39
Рис. 36
Рис. 38

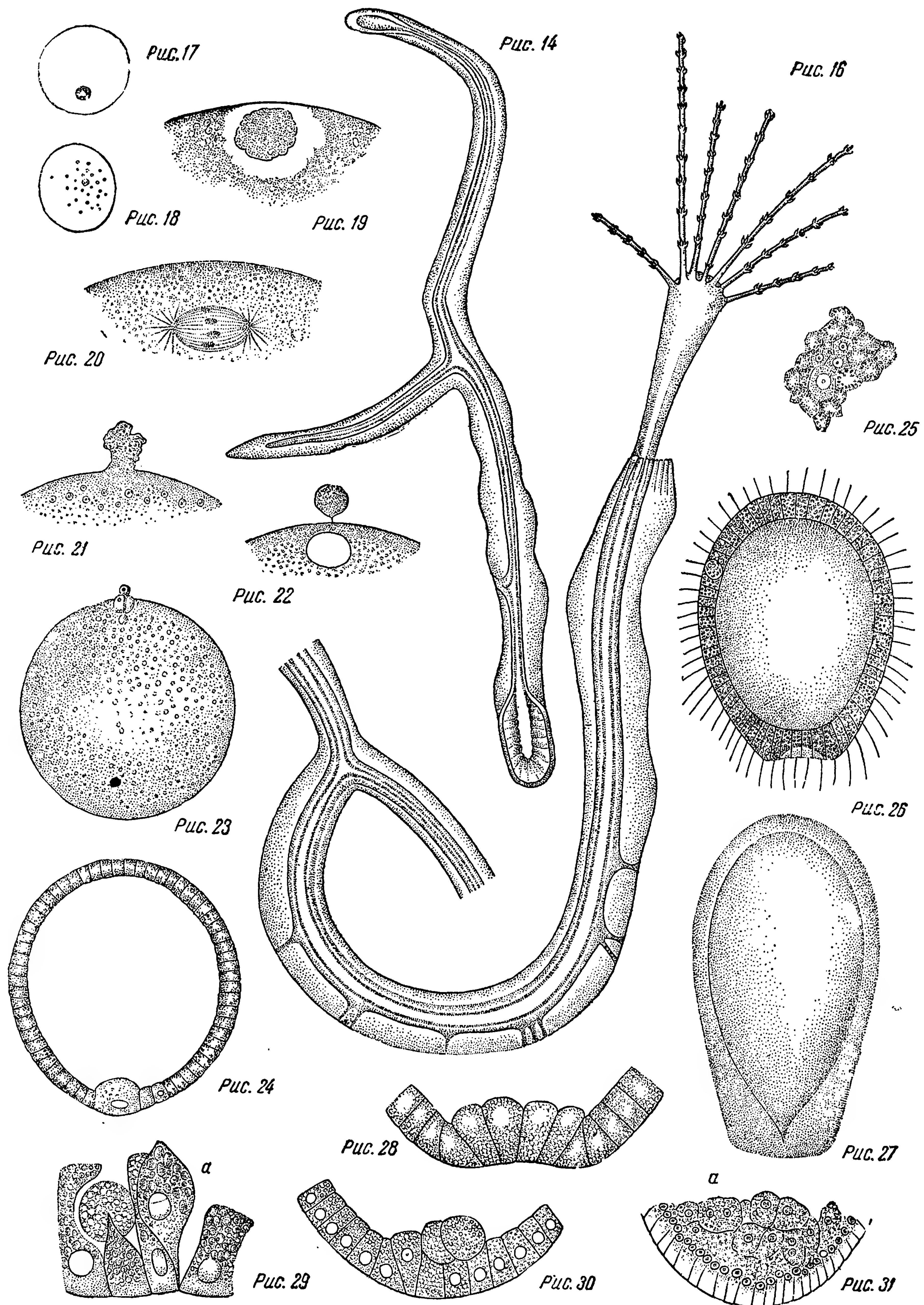

Рис 1
Рис. 2
Рис. 3
Рис. 4
Рис. 5
Рис. 6
Рис. 7
Рис. 8
Рис. 9
Рис. 10
Рис. 11
Рис. 12
a
Рис. 13
Рис. 14
a
Рис. 15
n
Рис. 16
Рис. 17
Рис. 18

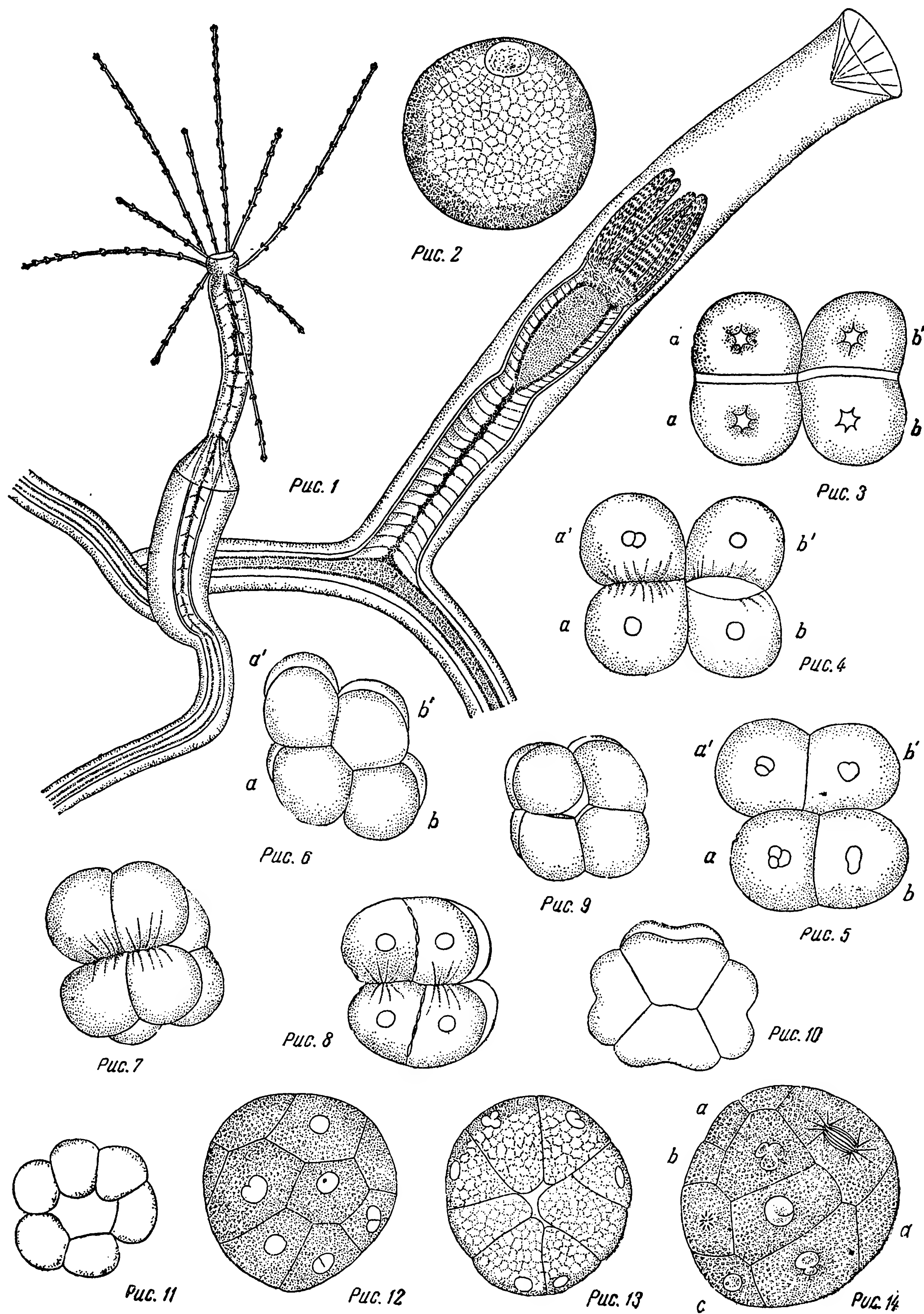

a
a
Рис. 19
a
b
Рис. 20
b
Рис 21
a
a
Рис 22
a
b
Рис 23
a
Рис 24
Рис. 25
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 28
Рис. 29
Рис. 30
Рис 31
Рис. 32
Рис. 33
Рис. 34
Рис. 35
Рис. 36

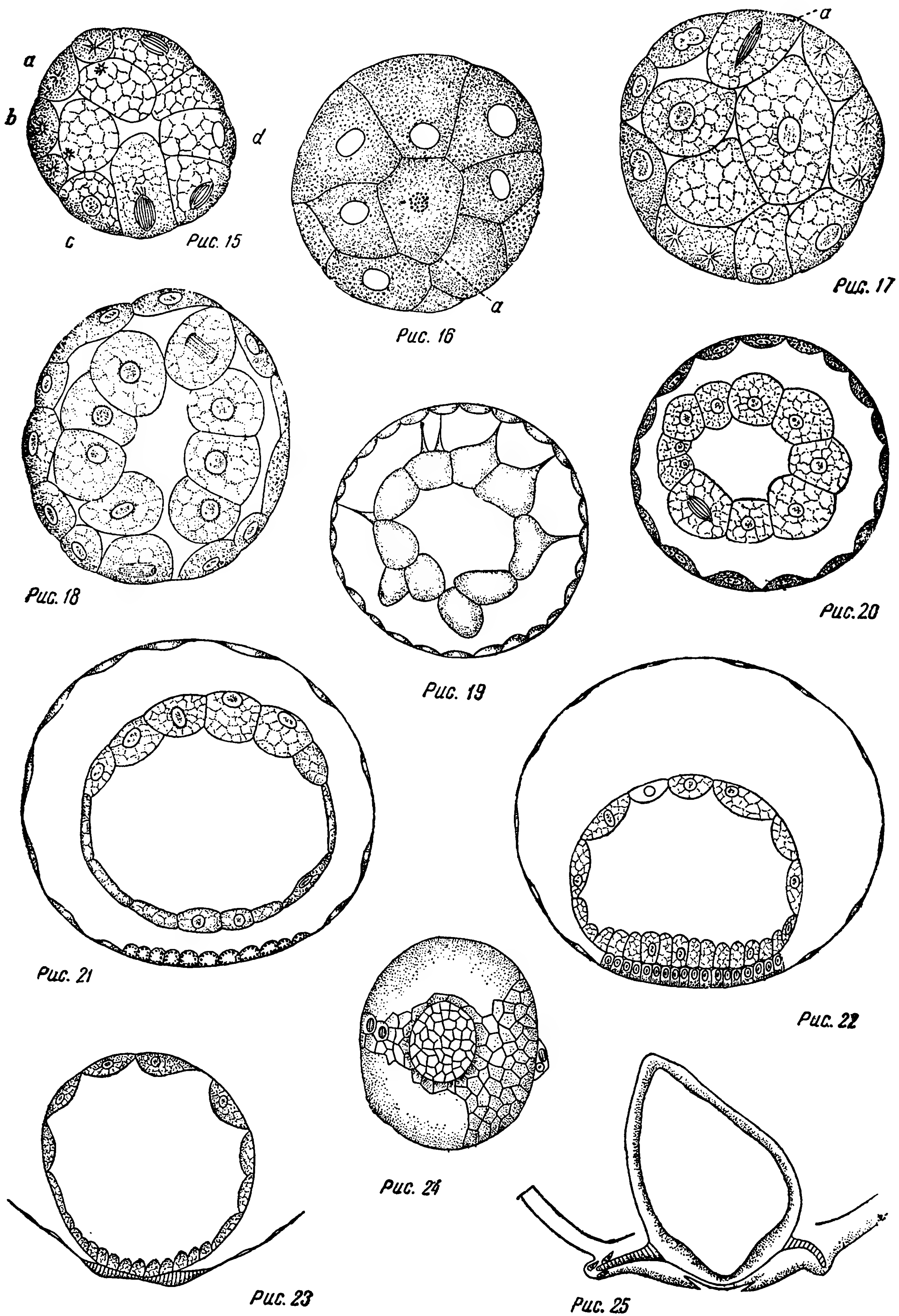

n
n
n
m
a
a
Рис. 1
Рис. 2
Рис. 3
Рис. 4
Рис. 5
Рис. 6
Рис. 7
рис. 8
Рис. 9
Рис. 10
Рис. 11
Рис 12
Рис. 13
Рис. 14


Рис. 15
Рис. 18
Рис. 17
Рис. 16
Рис. 21
Рис. 20
Рис. 24
Рис. 22
Рис. 23
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 25
Рис. 28
Рис. 29
Рис. 30
Рис. 31
Рис. 32
Рис. 33
Рис. 19


Рис. 1
Рис. 2
Рис. 3
Рис. 4
b
a
Рис. 5
Рис. 6
a
Рис. 7
Рис. 8
Рис. 9
Рис. 10
Рис. 11
Рис. 12
Рис. 13
Рис. 15


Рис. 14
Рис. 16
Рис. 17
Рис. 18
Рис. 19
Рис. 20
Рис. 21
Рис. 22
Рис. 23
Рис. 24
Рис. 25
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 28
Рис. 29
a
Рис. 30
Рис. 31
a


Рис. 1
Рис. 2
a'
b'
a
b
Рис. 3
a'
b'
a
b
Рис. 4
a'
b'
a
b
Рис. 6
Рис. 9
a'
b'
a
b
Рис. 5
Рис. 7
Рис. 8
Рис. 10
Рис. 11
Рис. 12
Рис. 13
a
b
d
c
Рис. 14


a
b
d
c
Рис. 15
a
Рис. 16
a
Рис. 17
Рис. 18
Рис. 19
Рис. 20
Рис. 21
Рис. 22
Рис. 23
Рис. 24
Рис. 25

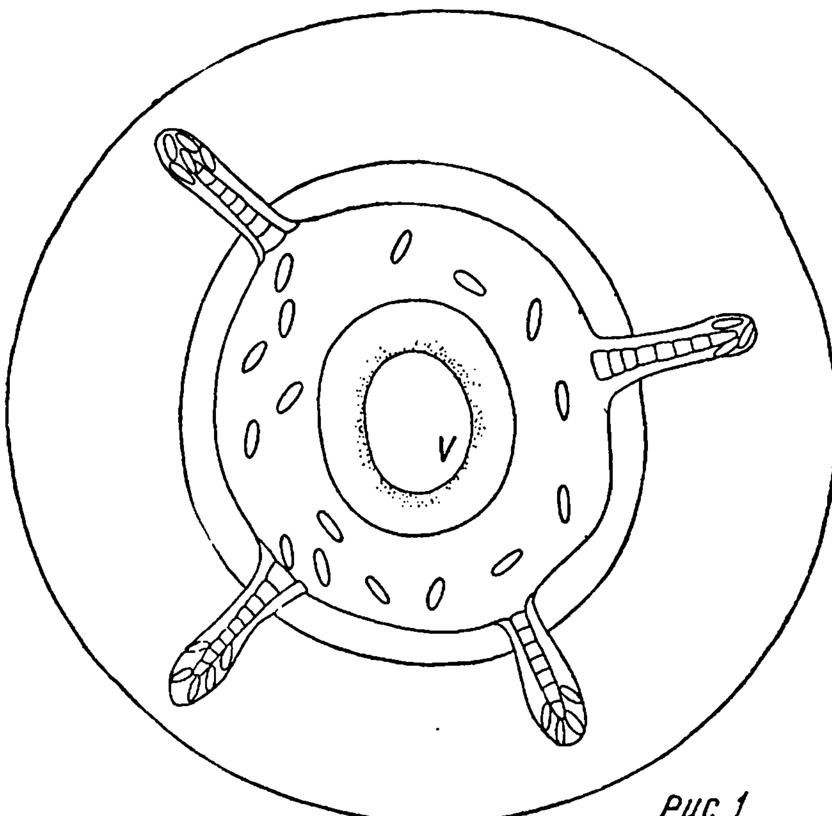


Рис. 1

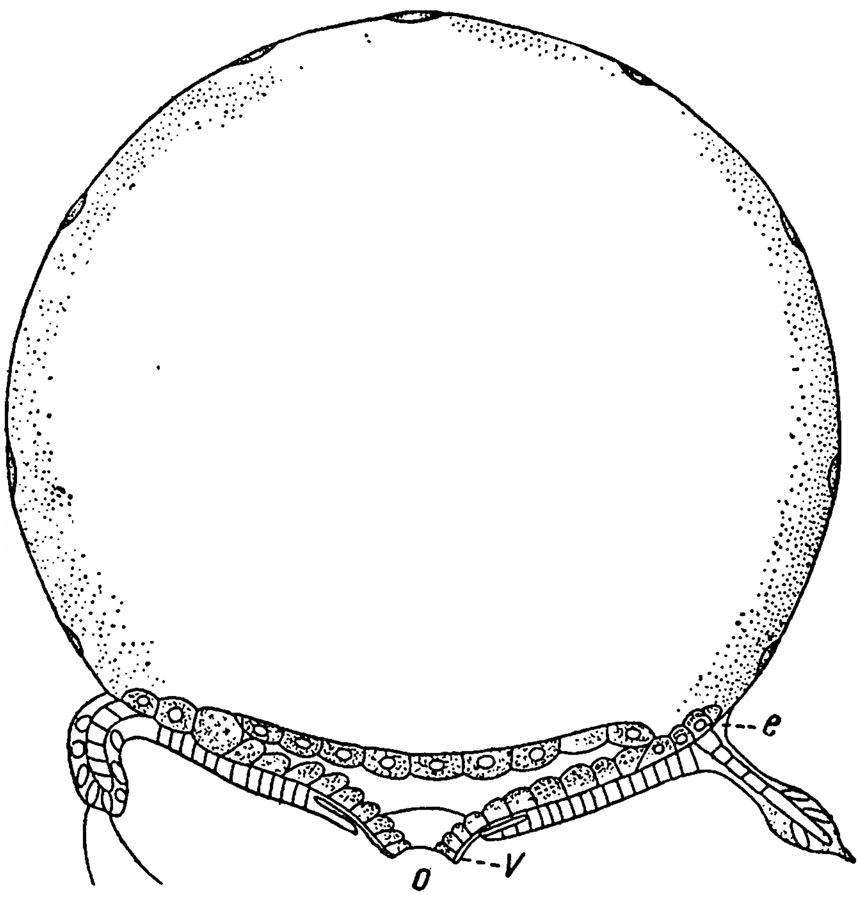


Рис. 2

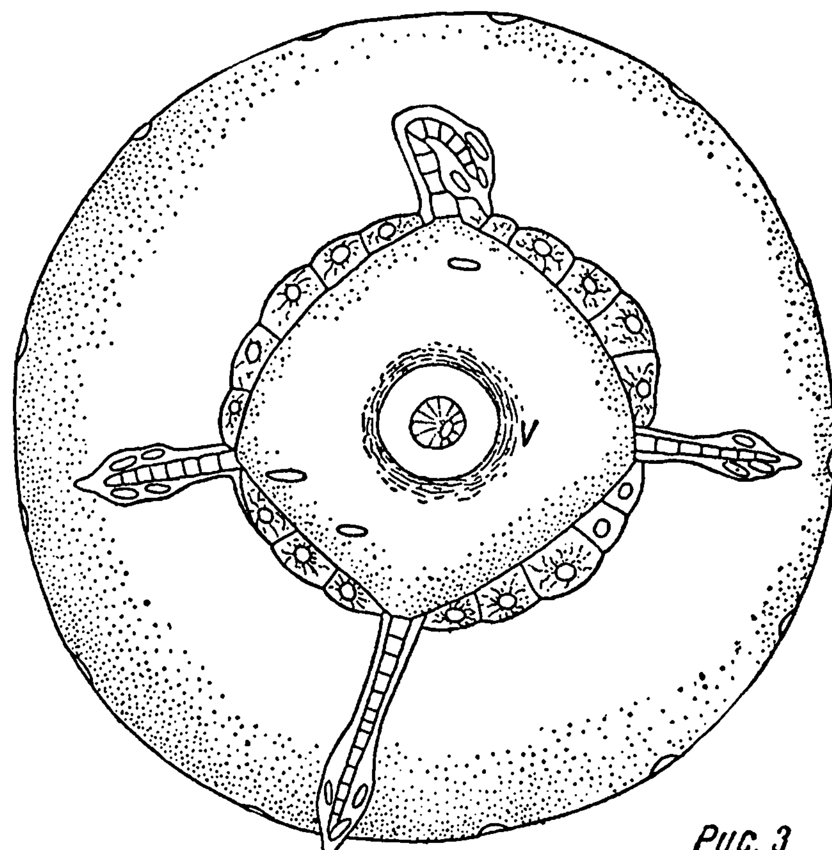
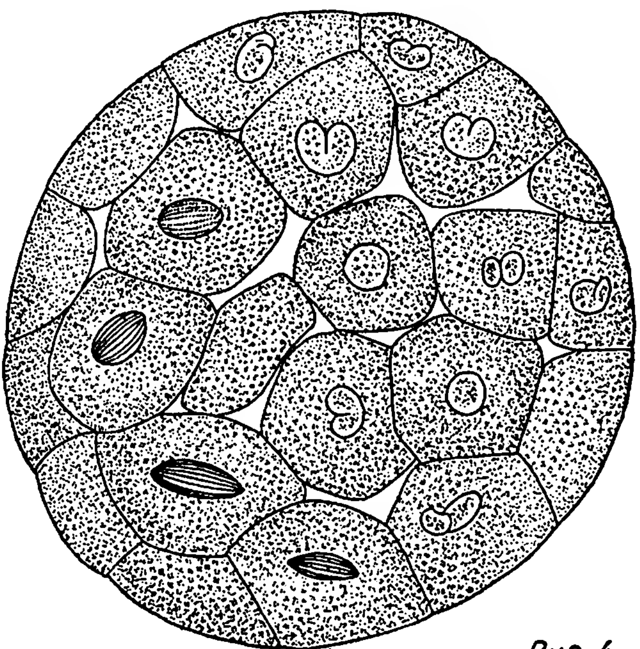


Рис. 3


Рис. 4

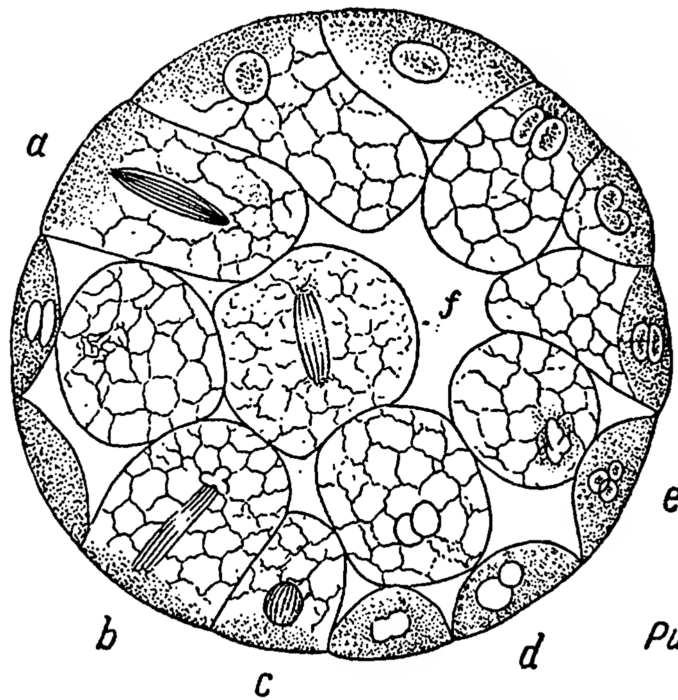


Рис. 5

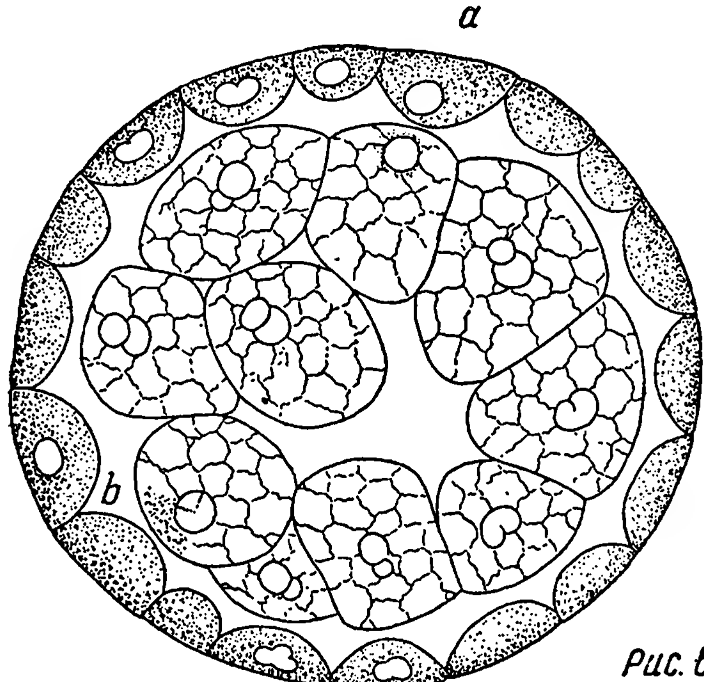


Рис. 6

ТАБЛИЦА VI *(продолжение)*

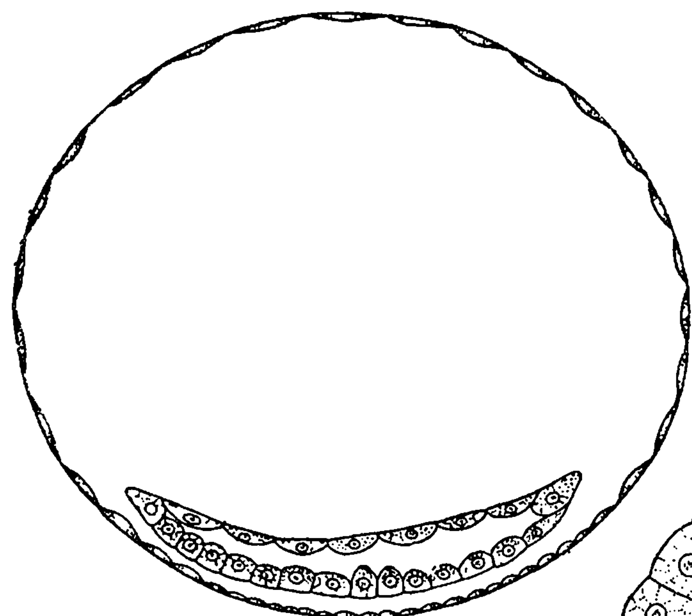


Рис. 7

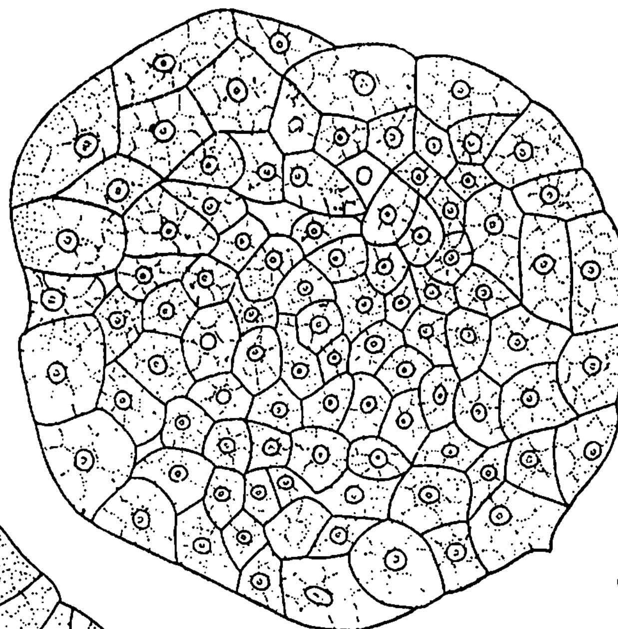


Рис. 8

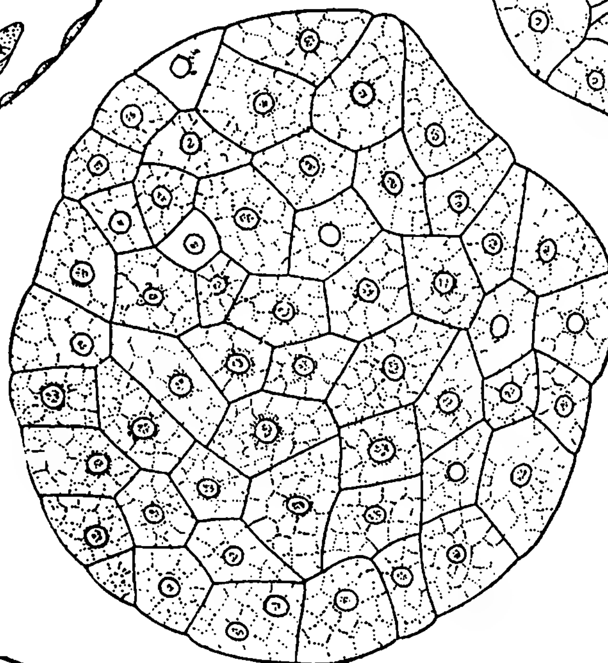


Рис. 9

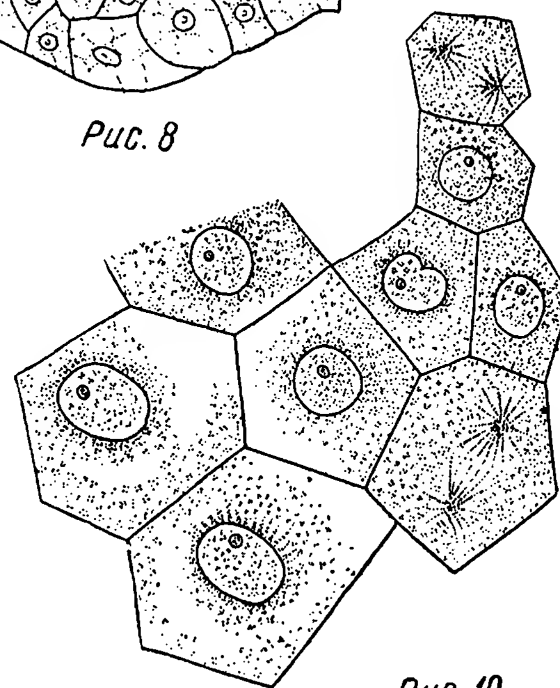


Рис. 10

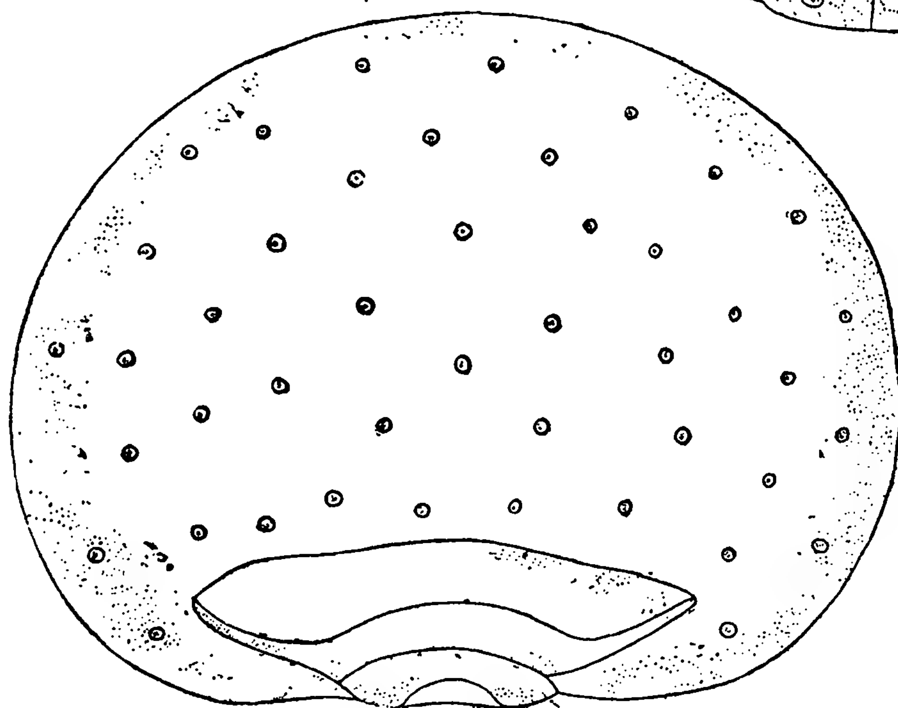


Рис. 11

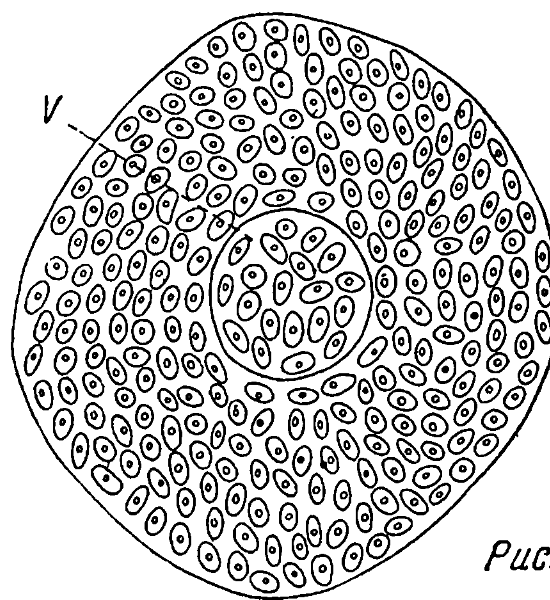


Рис. 12

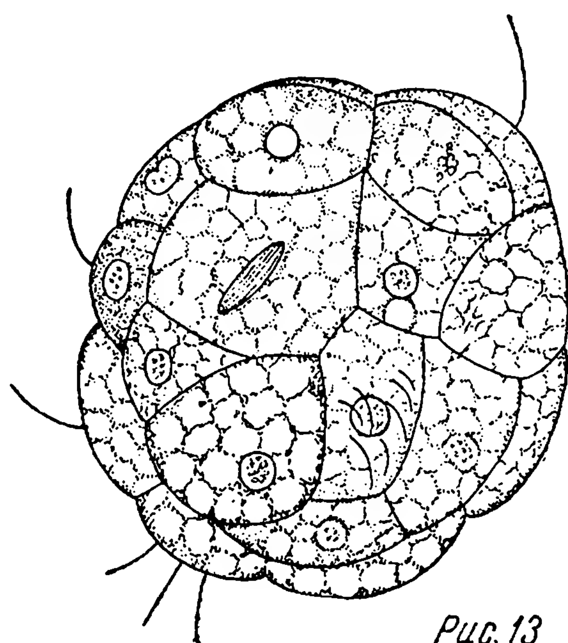


Рис. 13

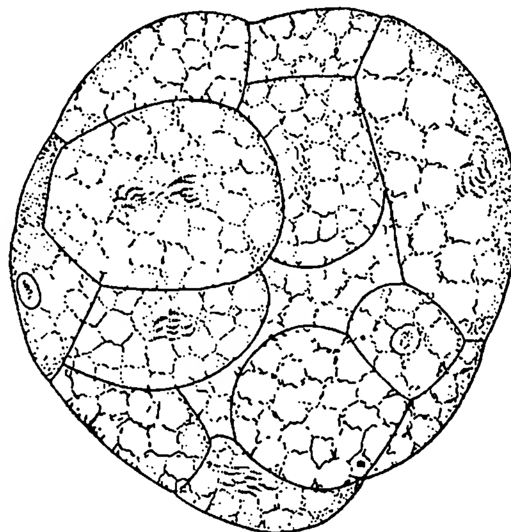


Рис. 14

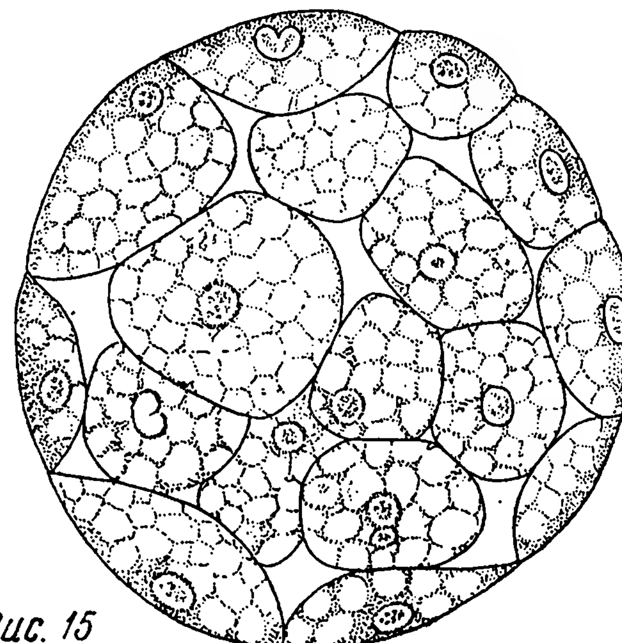
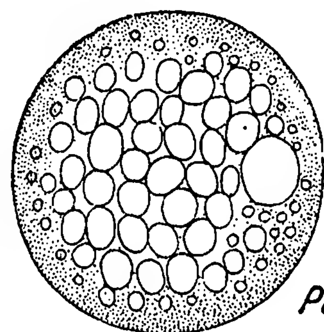
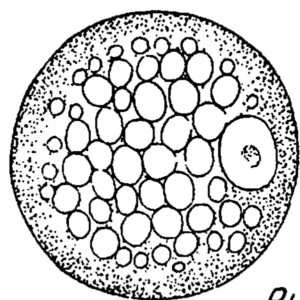
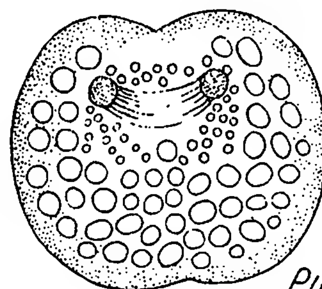
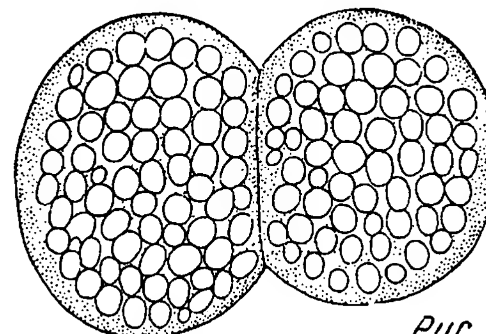


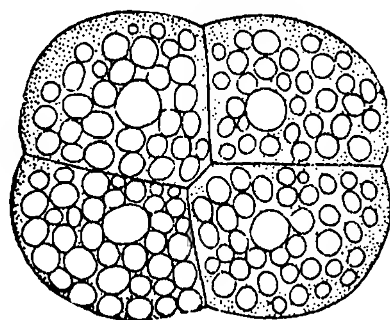
Рис. 15

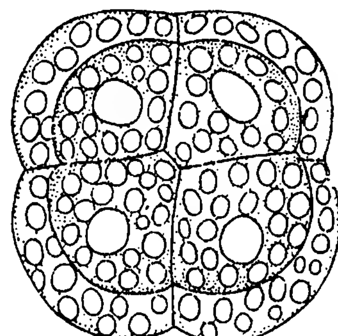

Рис. 1

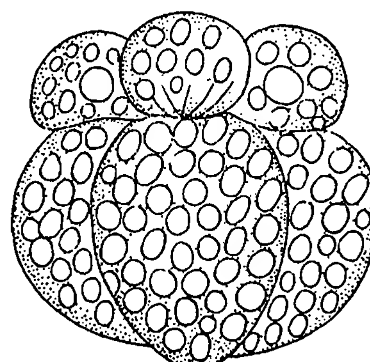

Рис. 2

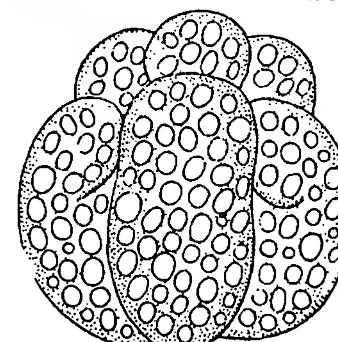

Рис. 3

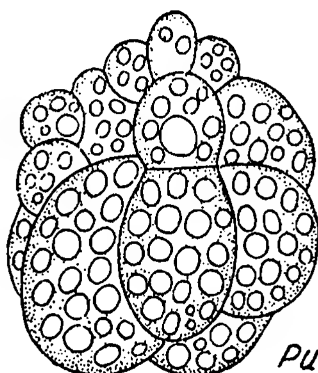

Рис. 4

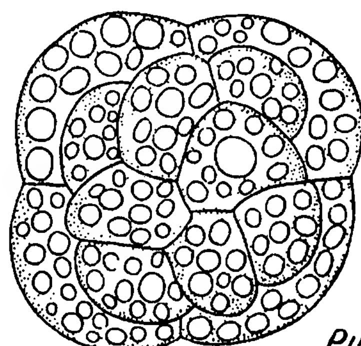

Рис. 5

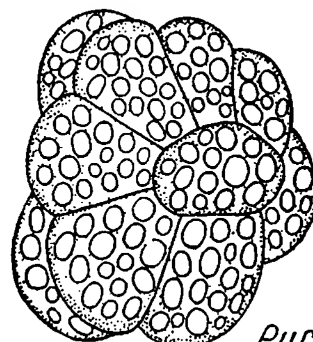

Рис. 6

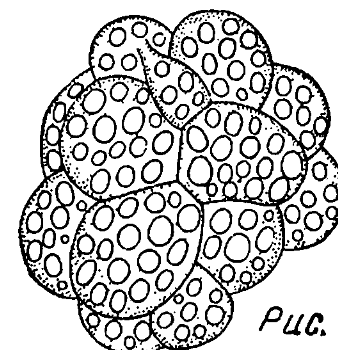

Рис. 7

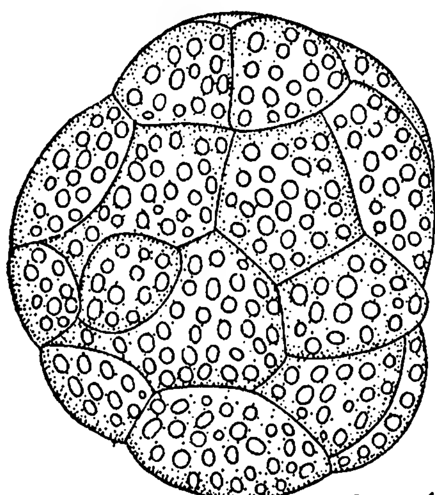

Рис. 8

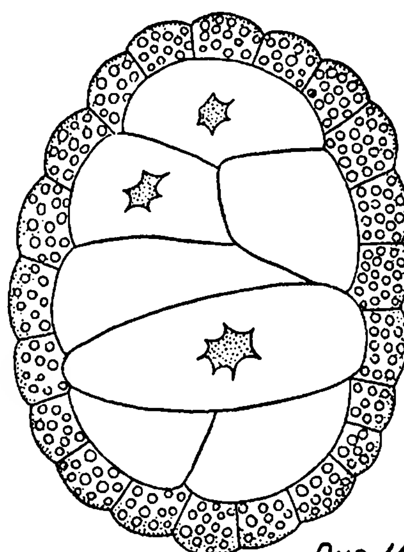

Рис. 9


Рис. 10


Рис. 11


Рис. 12


Рис. 13


Рис. 14

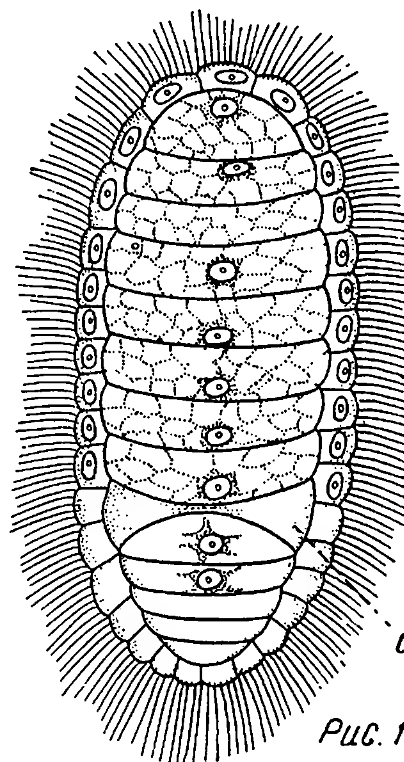


Рис. 15

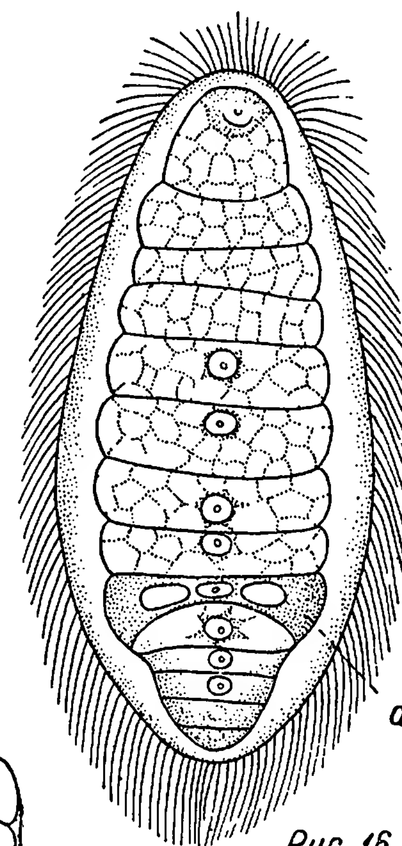
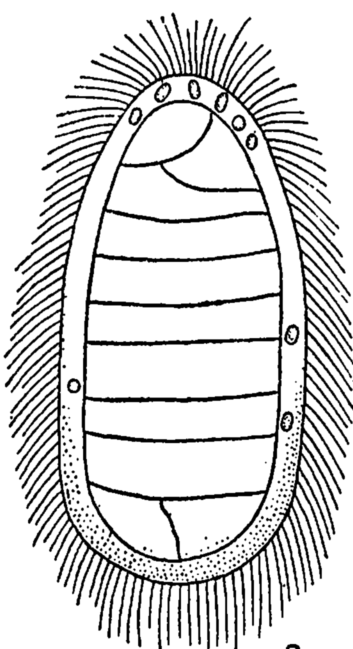
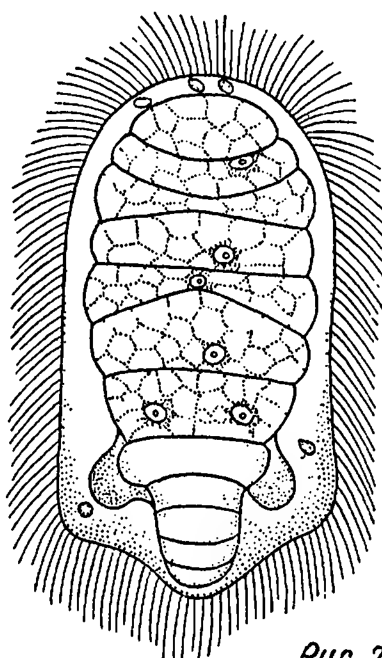
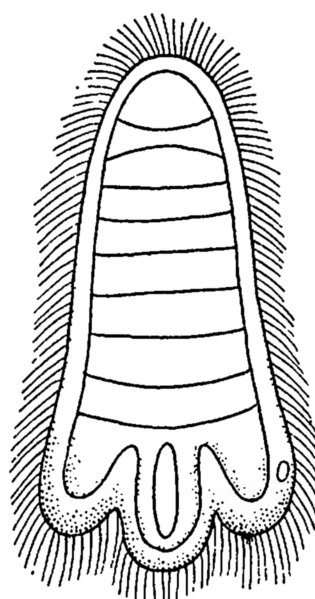
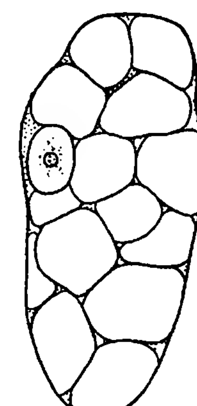


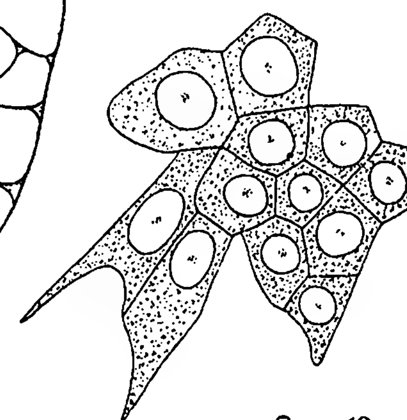
Рис. 16

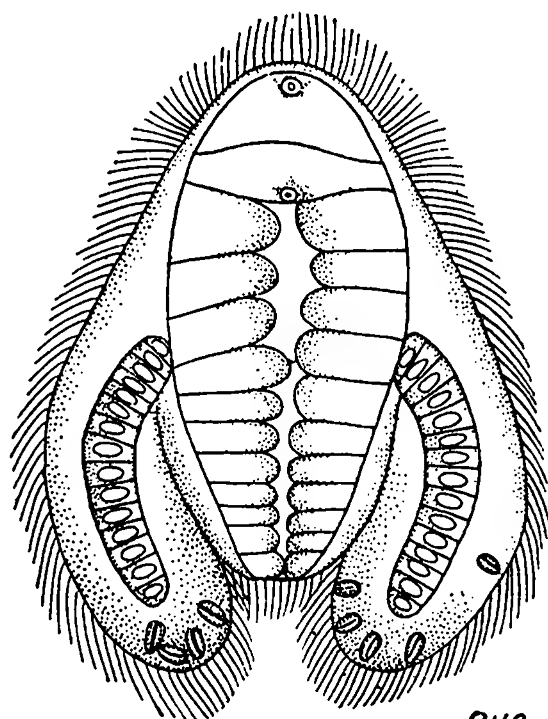

Рис. 19

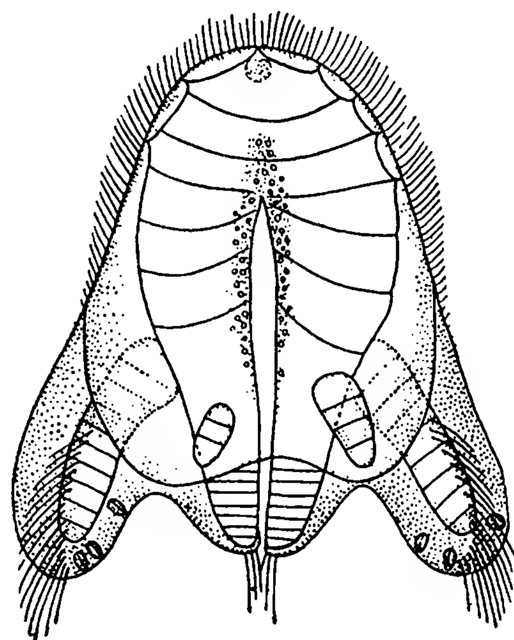

Рис. 20

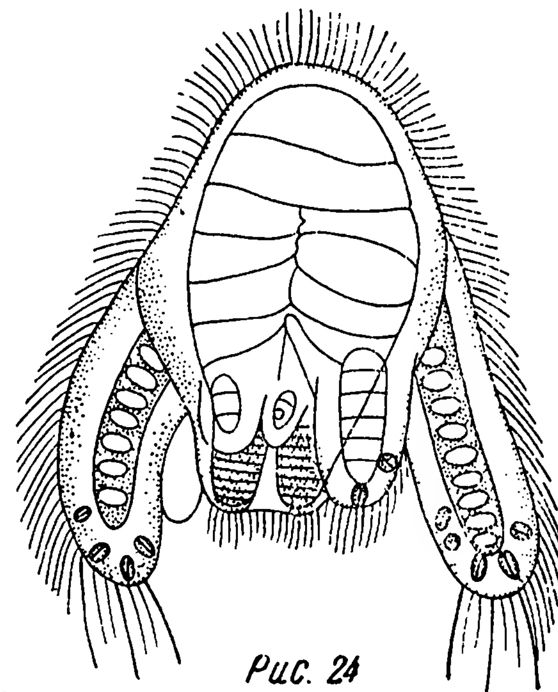

Рис. 21

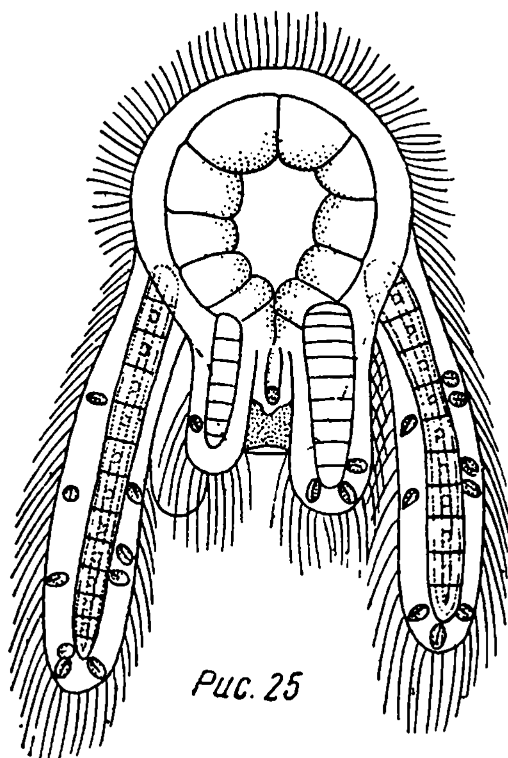

Рис. 17

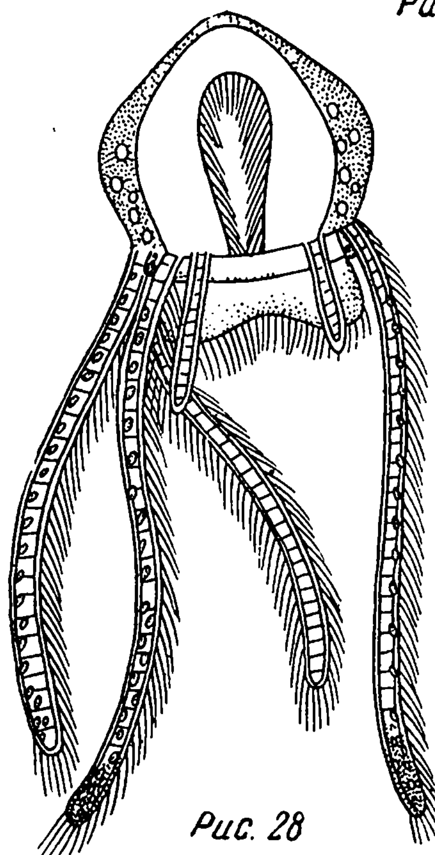

Рис. 18

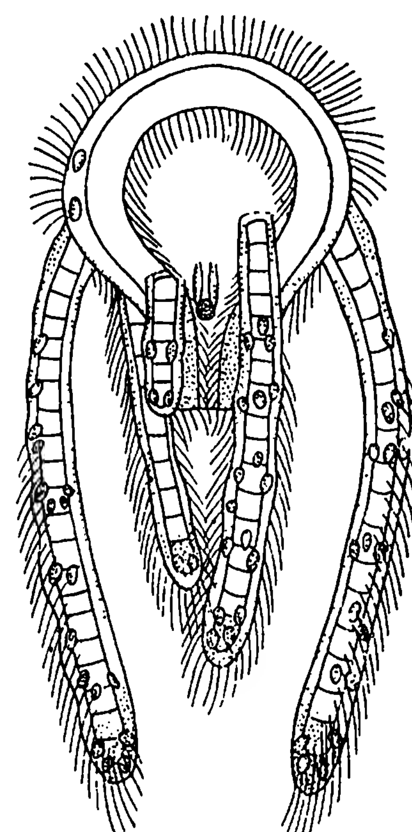

Рис 22

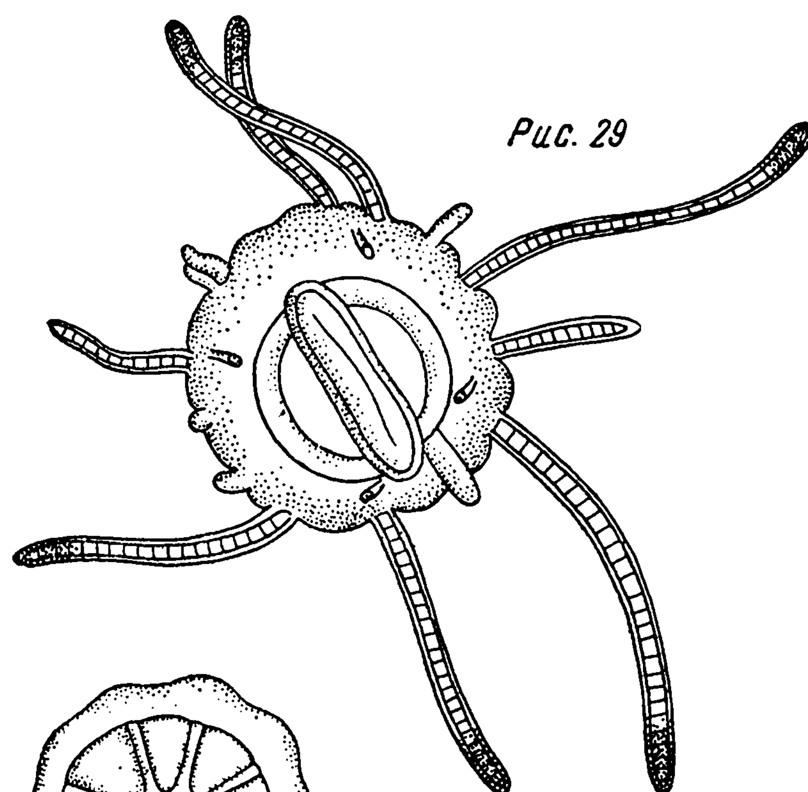

Рис 23

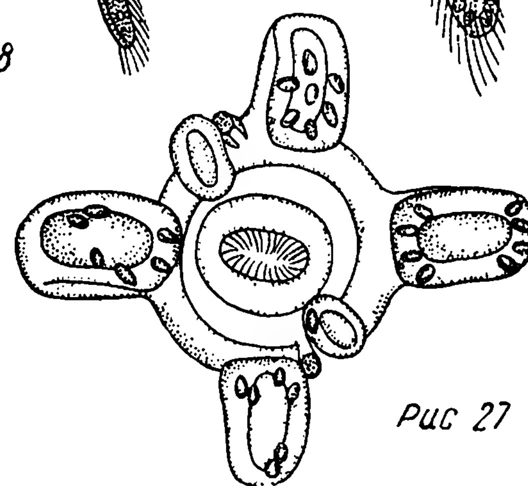

Рис. 24

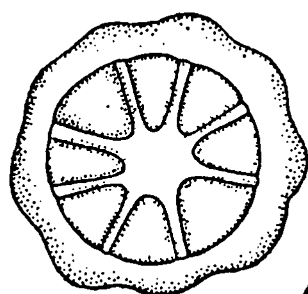

Рис. 25

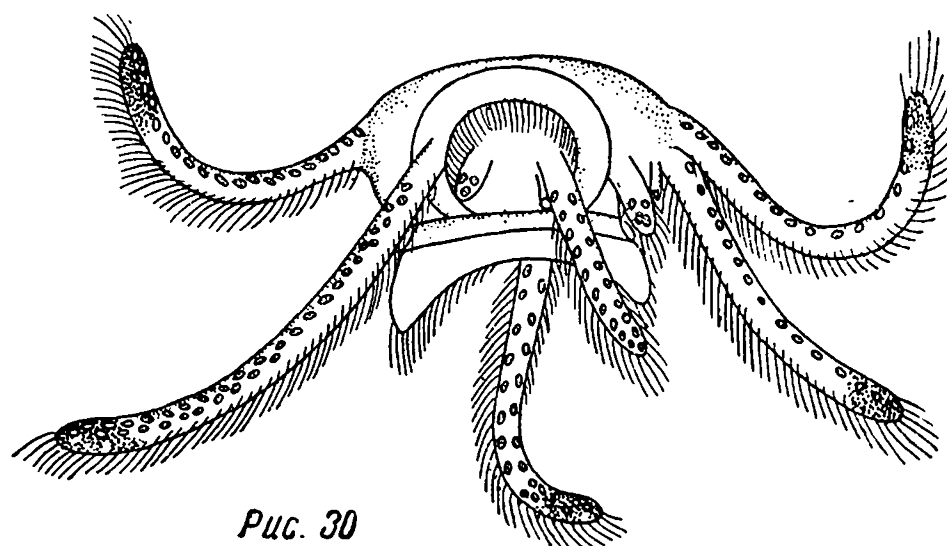

Рис. 28

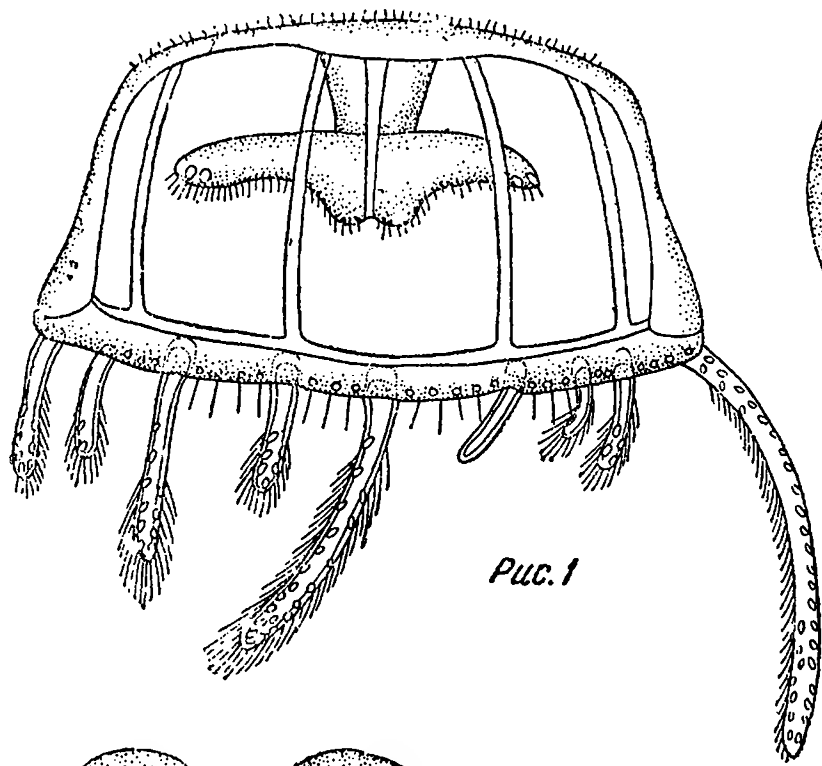

Рис 26

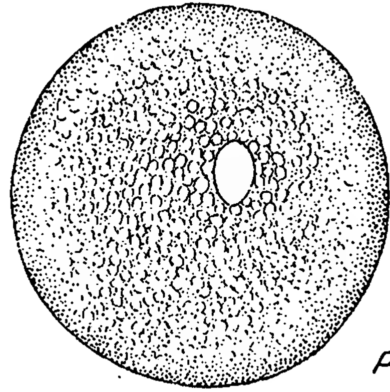

Рис. 29

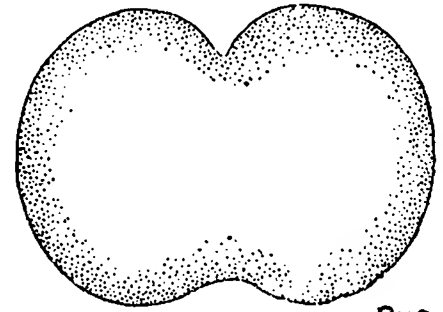

Рис 27

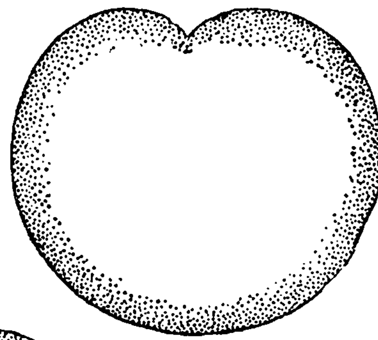

Рис. 31

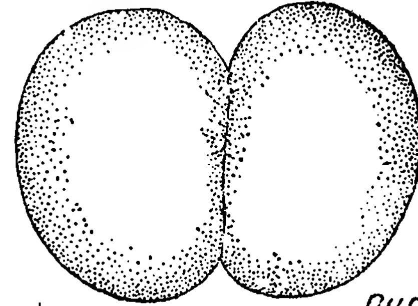

Рис. 30

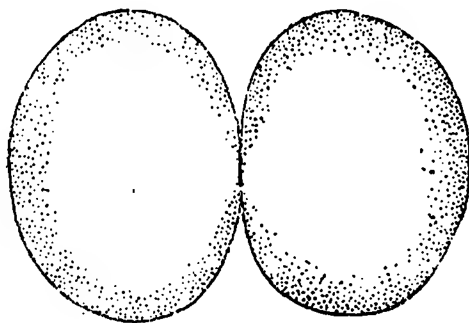

Рис. 1

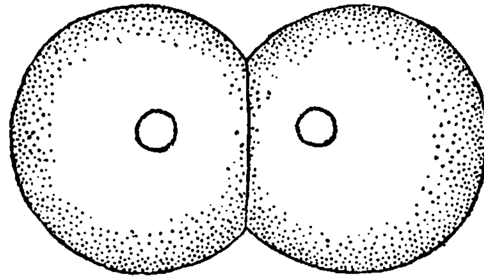

Рис. 2

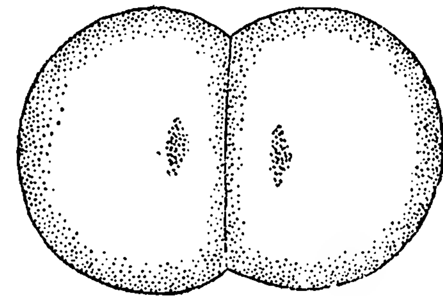

Рис. 4

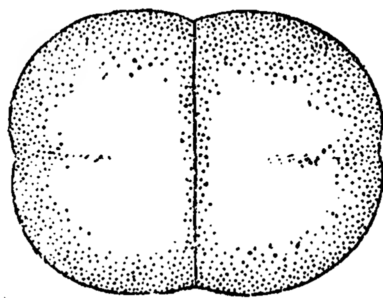

Рис. 3


Рис. 5


Рис. 6


Рис. 7


Рис. 8


Рис. 9

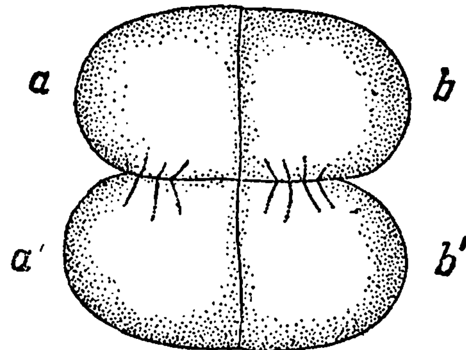


Рис. 10

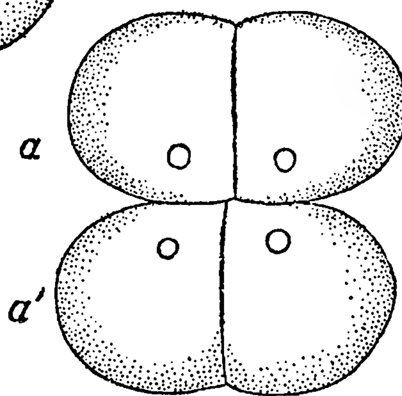


Рис. 11

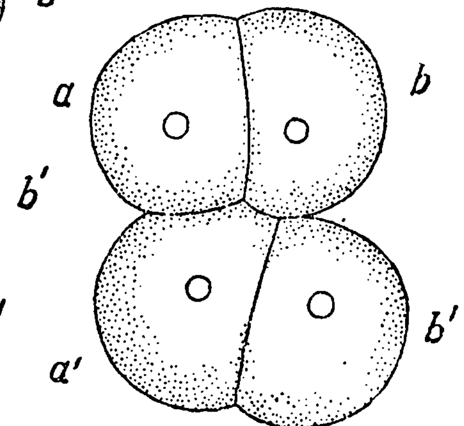


Рис. 12

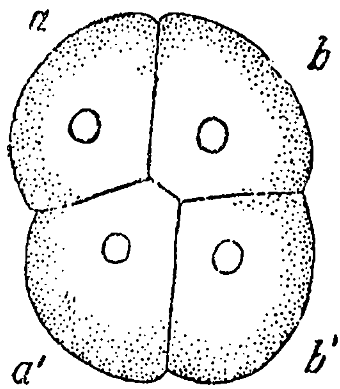
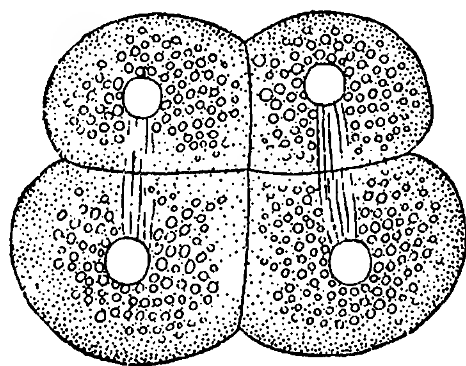
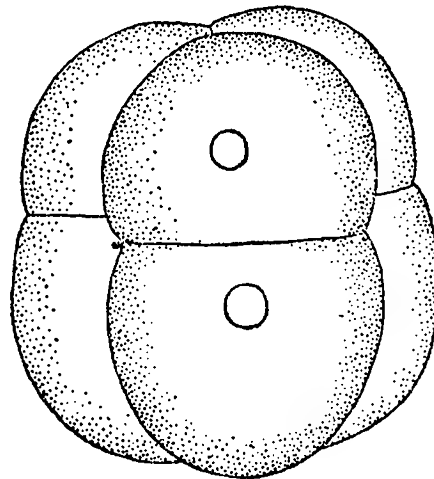
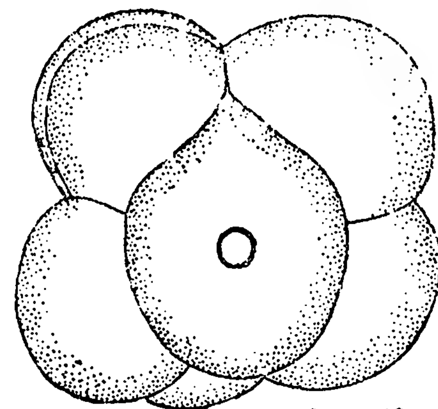
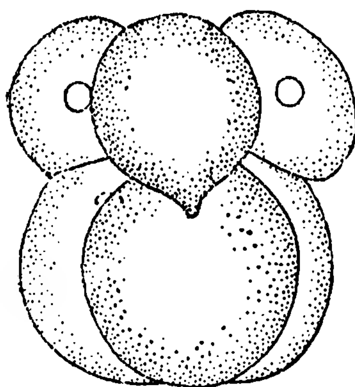


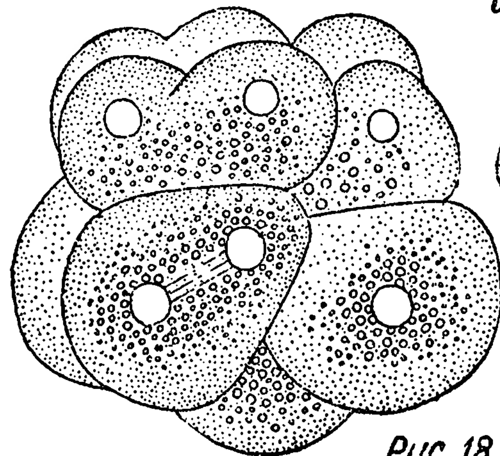
Рис. 13


Рис. 14


Рис. 15


Рис. 16


Рис. 17


Рис. 18

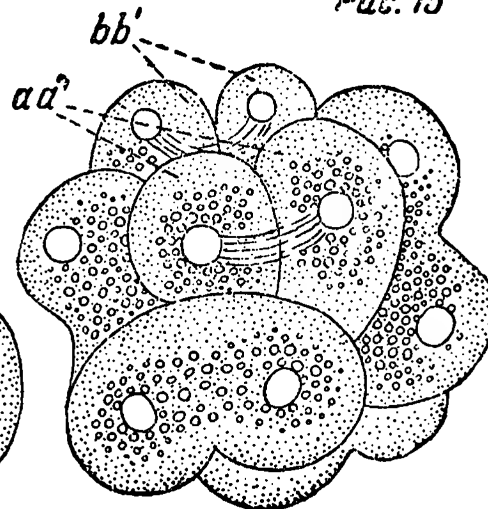


Рис. 19

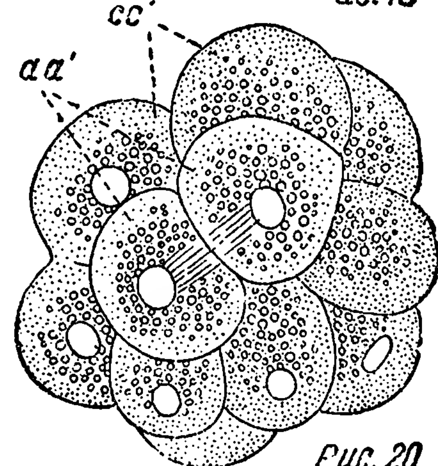
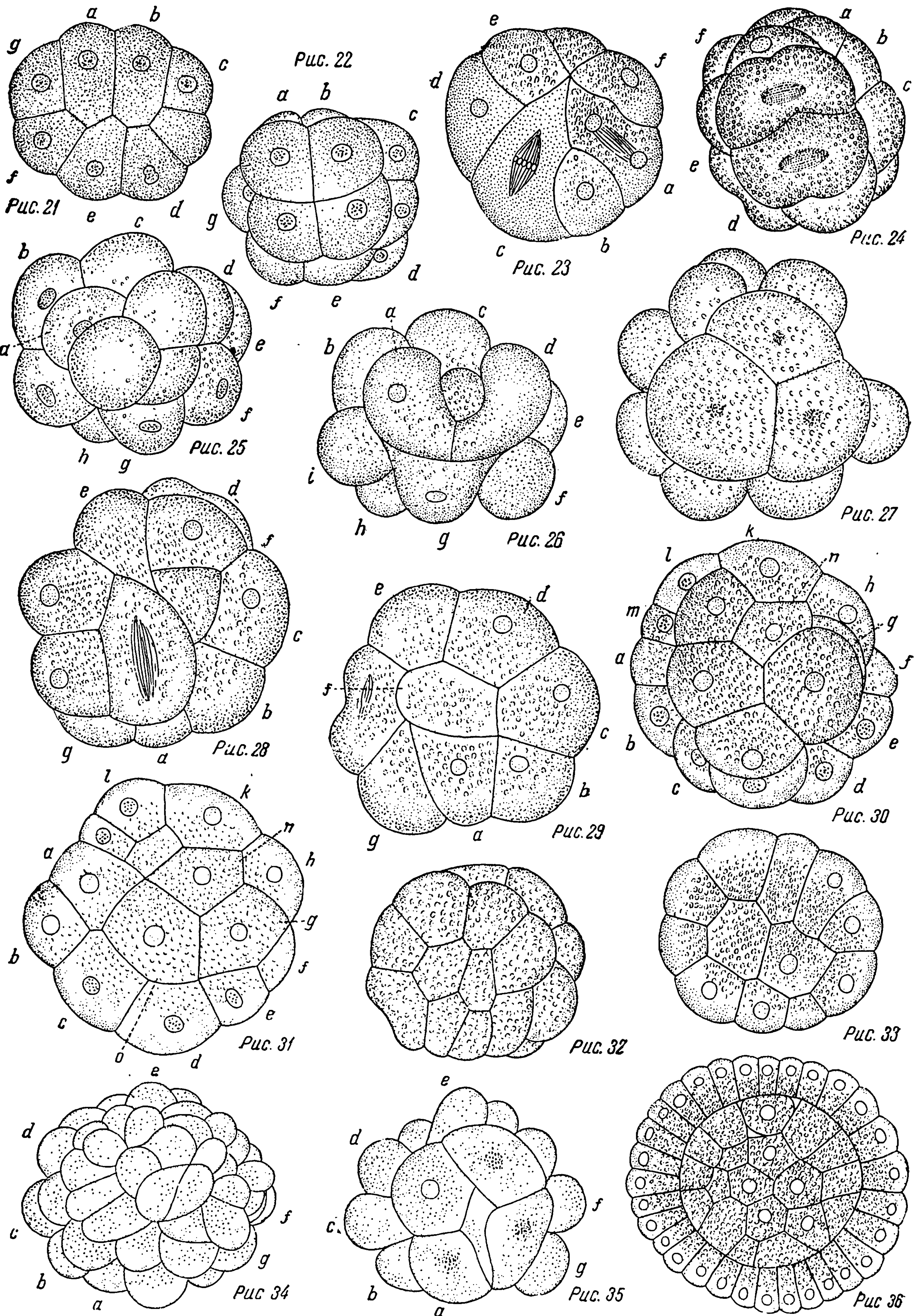
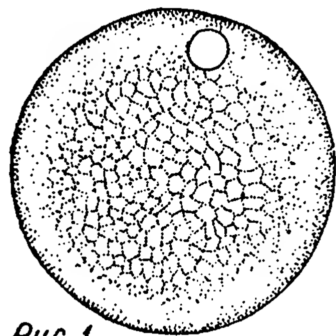
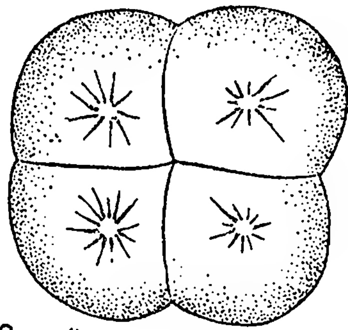
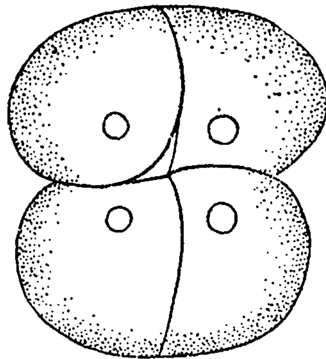


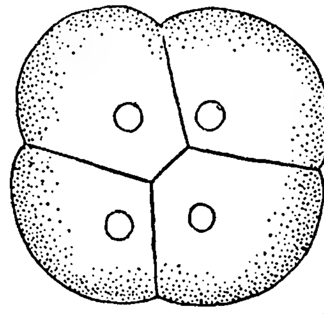
Рис. 20

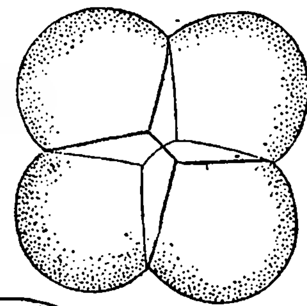

Рис. 21
a
b
c
d
e
f
g
Рис. 22
Рис. 23
Рис. 24
Рис. 25
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 28
Рис. 29
Рис. 30
Рис. 31
Рис. 32
Рис. 33
Рис 34
Рис. 35
Рис 36

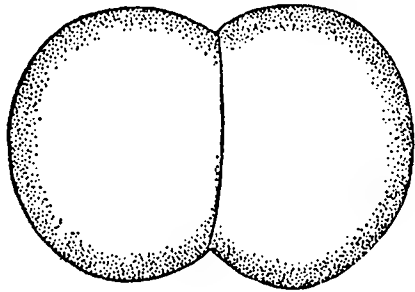

Рис. 1

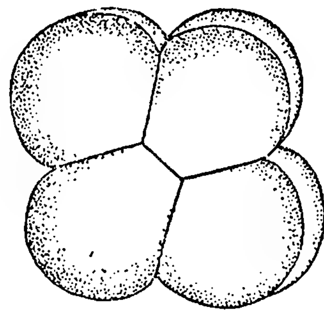

Рис. 3

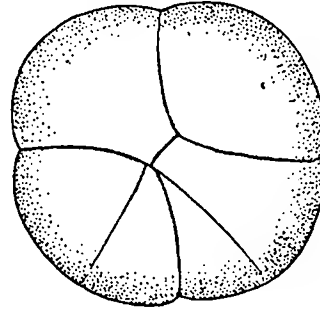

Рис. 4

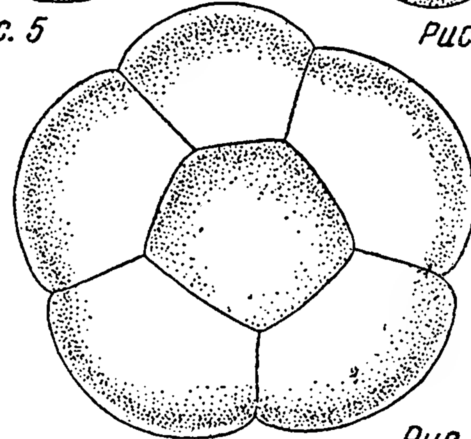

Рис. 5

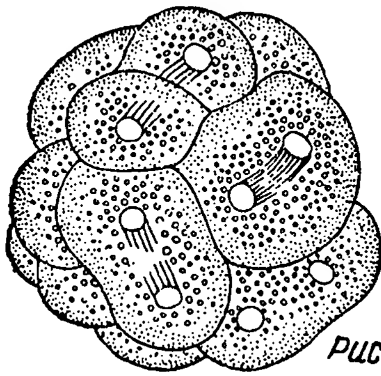

Рис. 6


Рис. 2


Рис. 7


Рис. 8


Рис. 9


Рис. 10

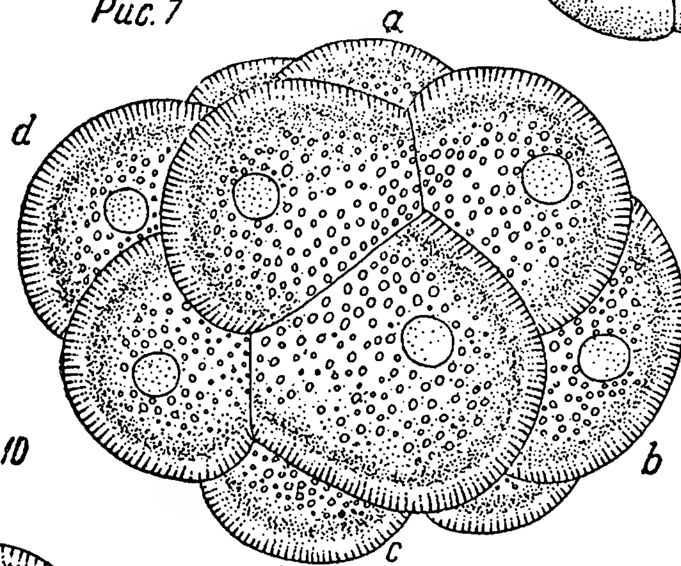


Рис. 11

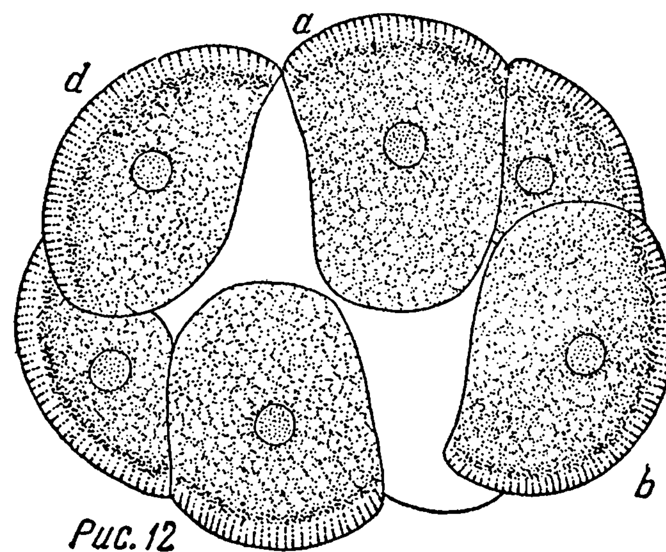


Рис. 12

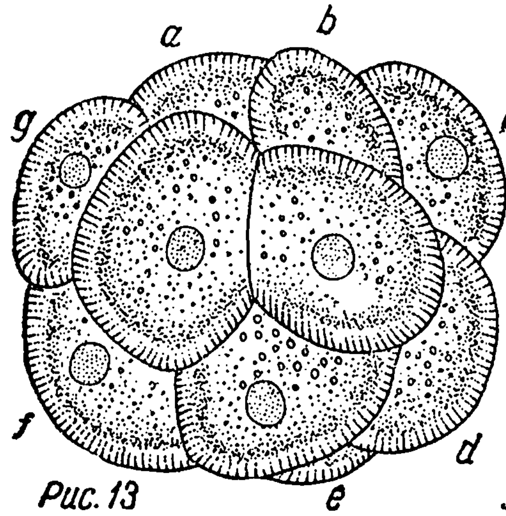


Рис. 13

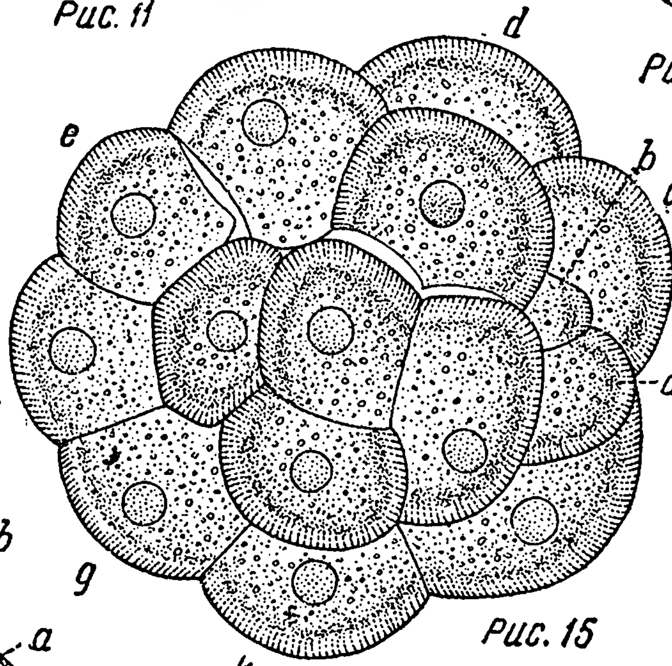


Рис. 15

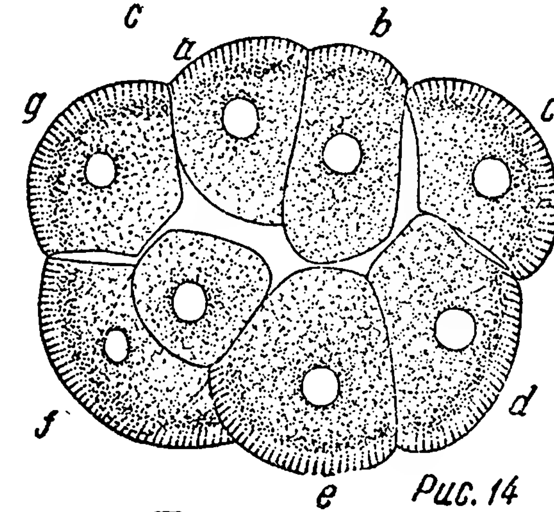


Рис. 14

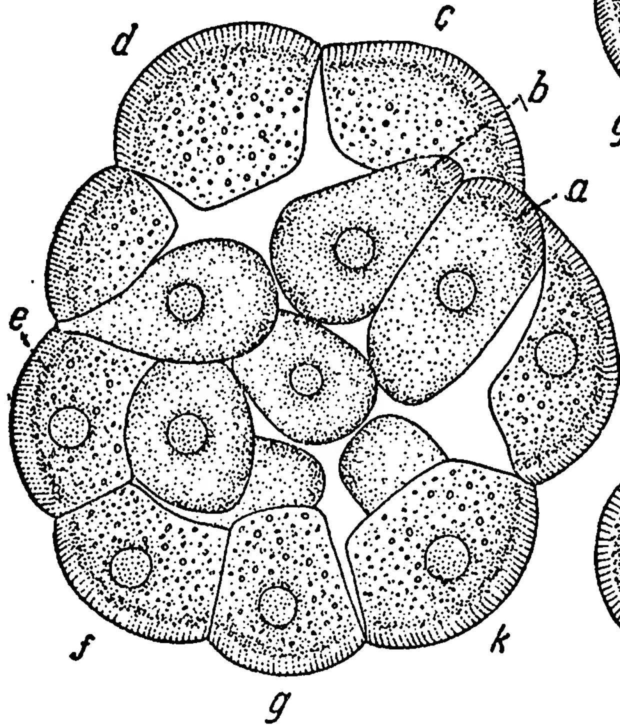


Рис. 16

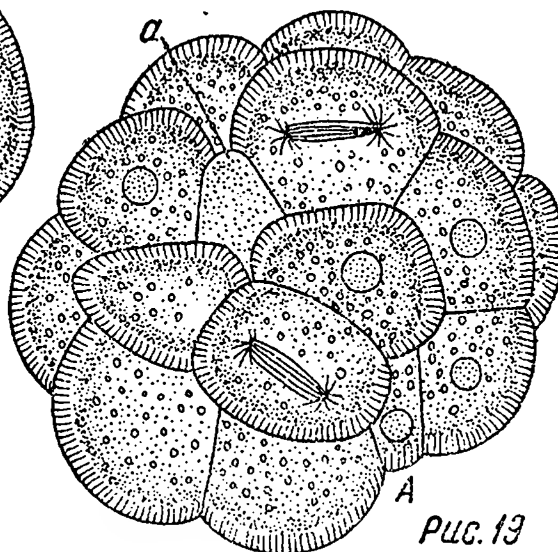


Рис. 19

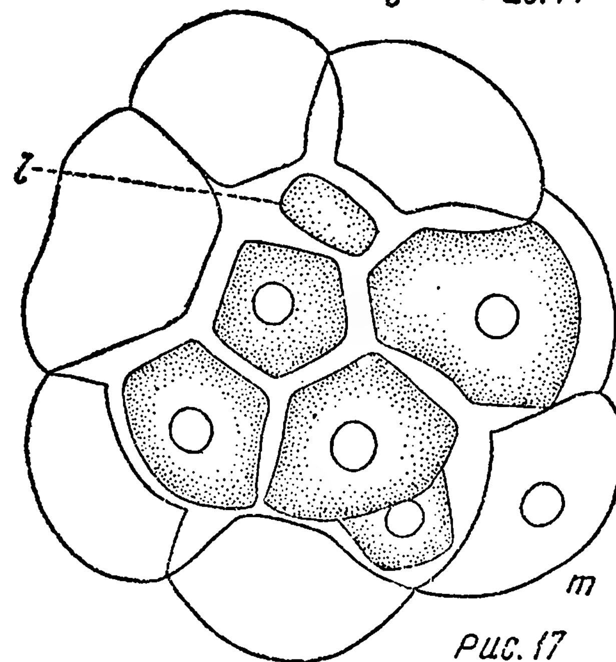


Рис. 17

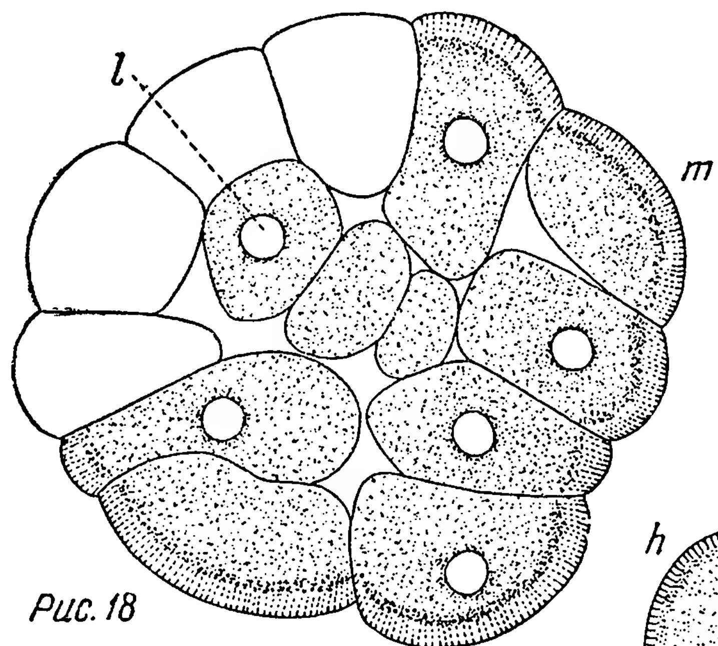


Рис. 18

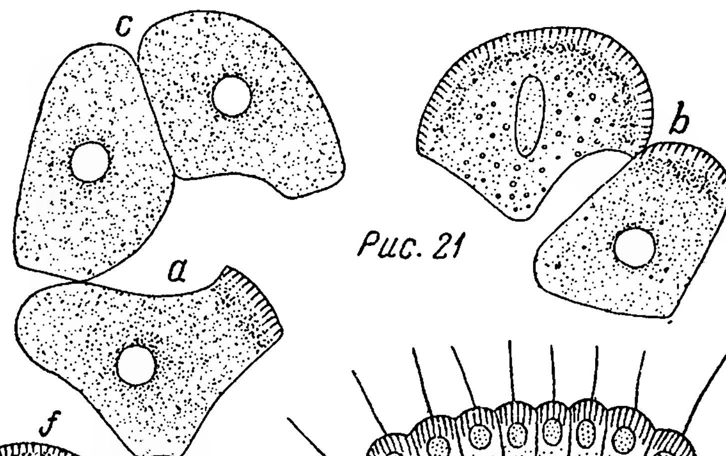


Рис. 21

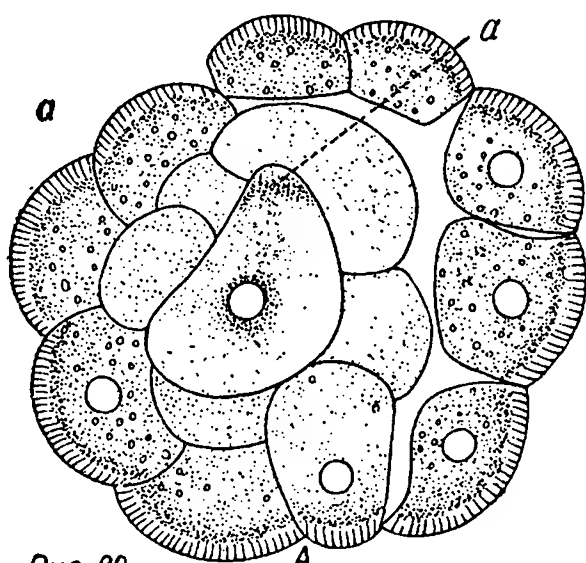


Рис. 20

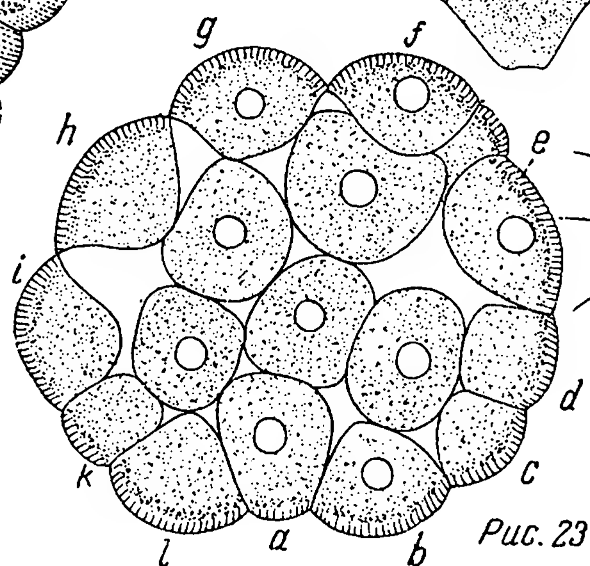
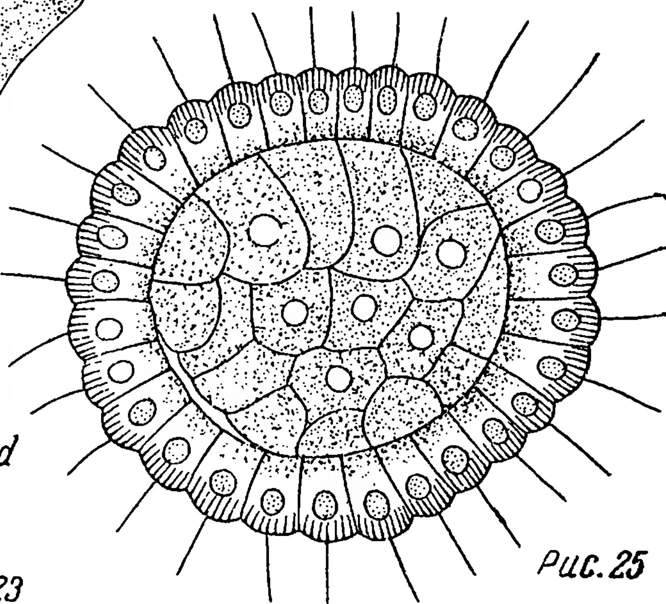


Рис. 23


Рис. 25

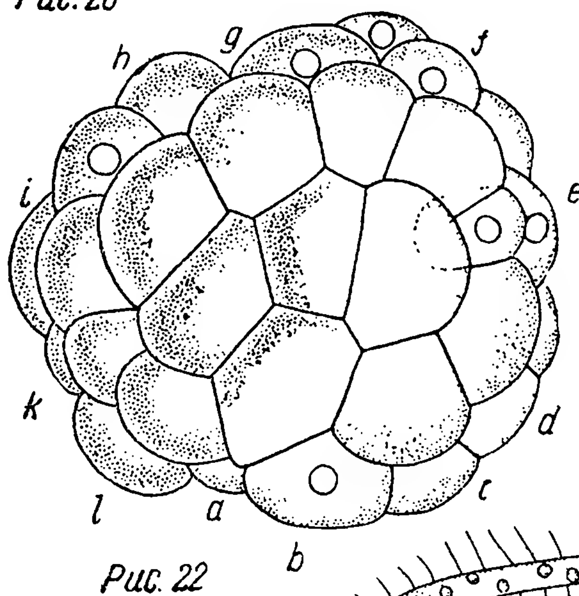
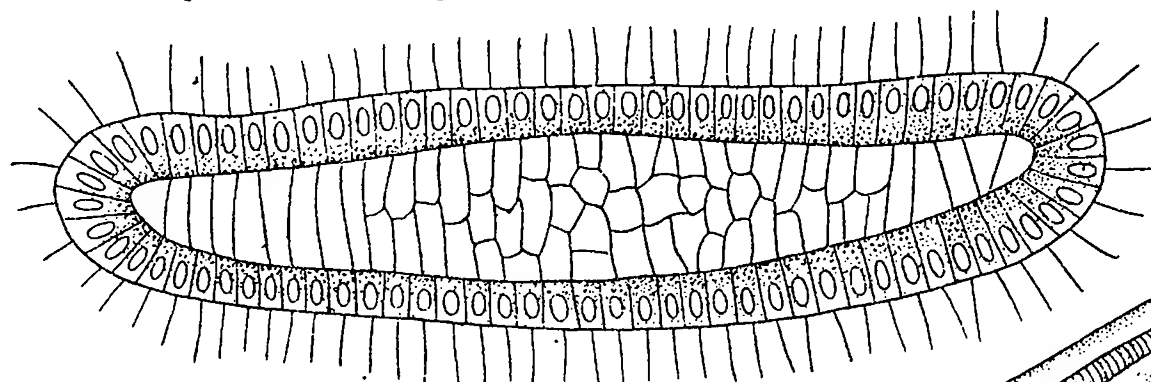
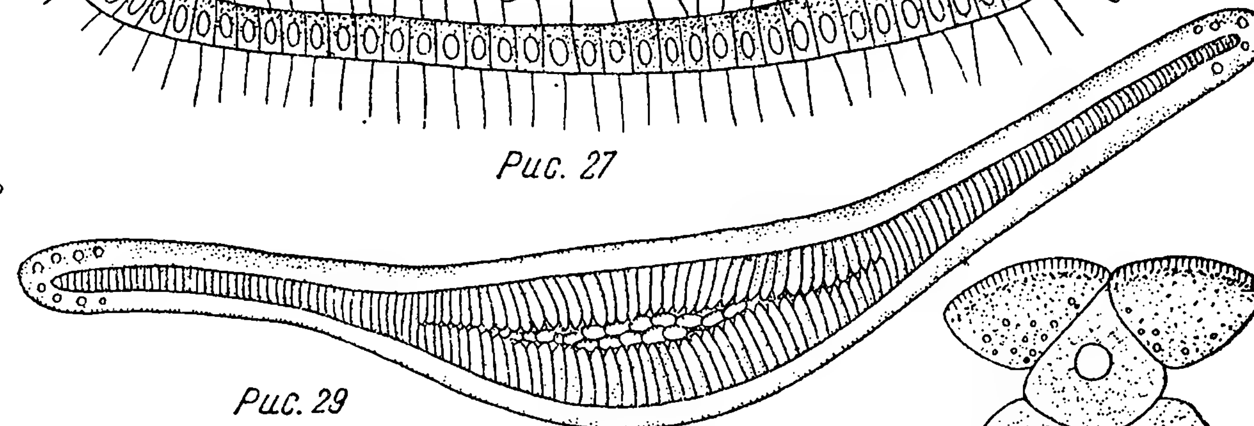
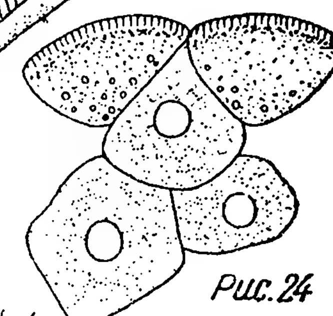
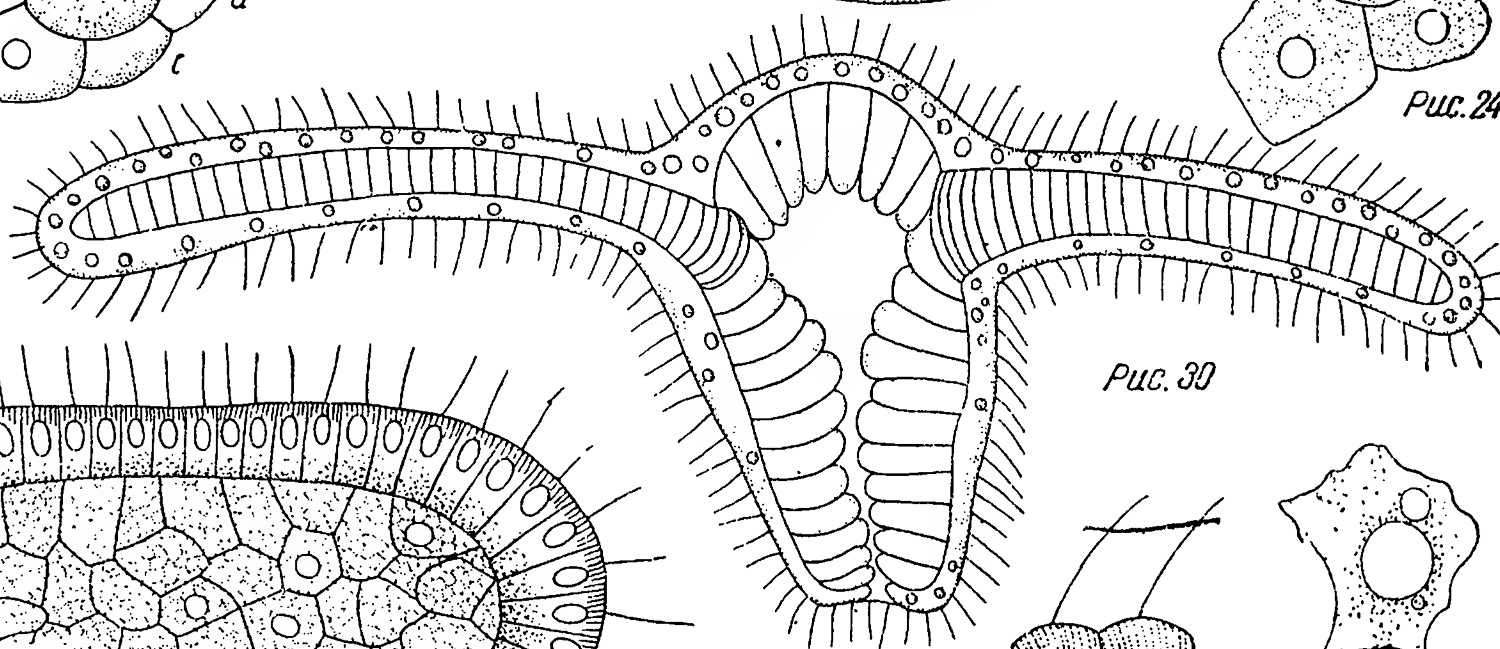


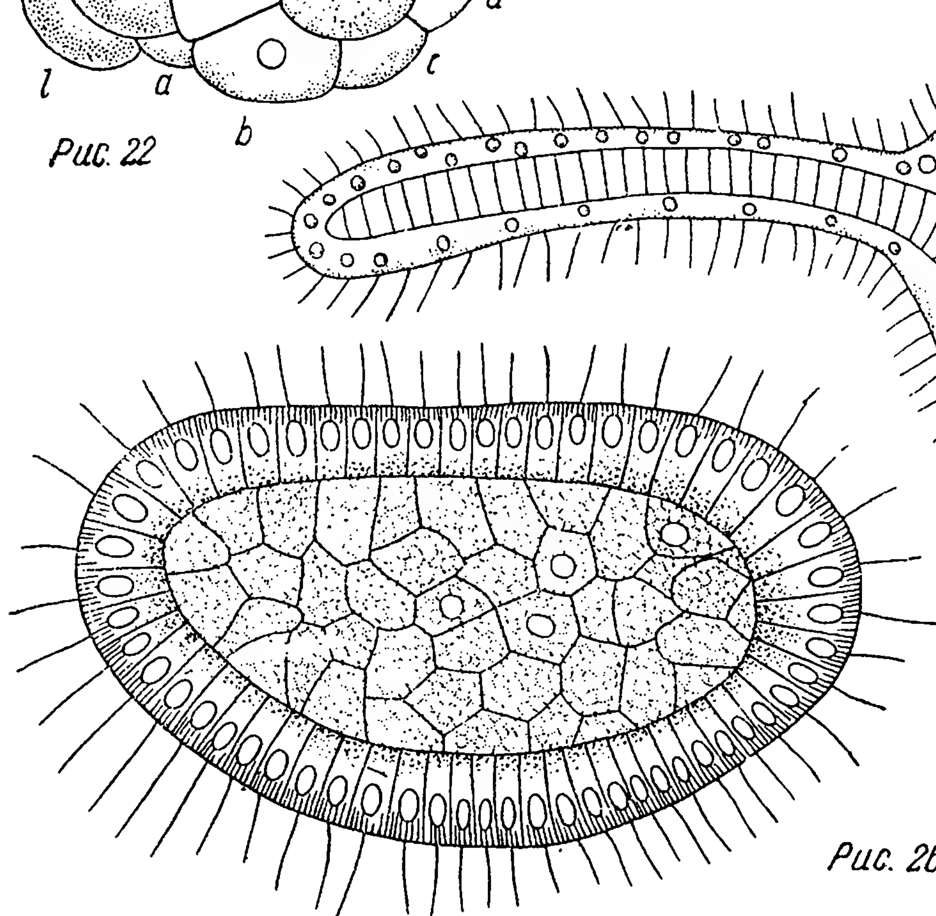
Рис. 22


Рис. 27


Рис. 29


Рис. 24


Рис. 30


Рис. 26

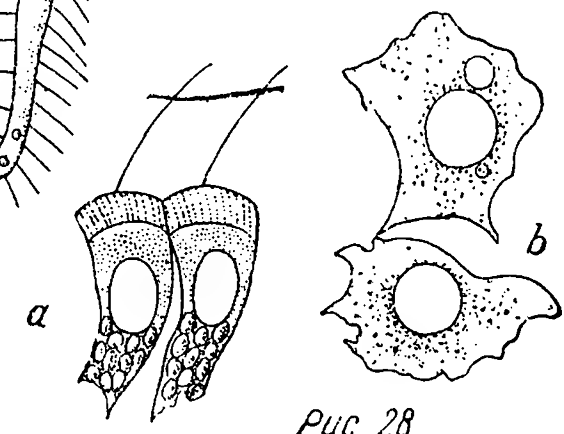


Рис. 28

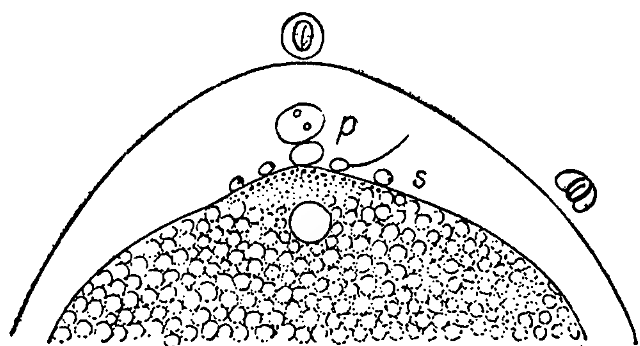
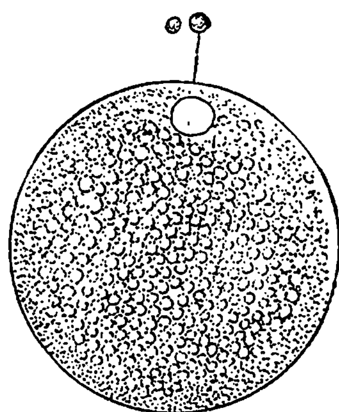
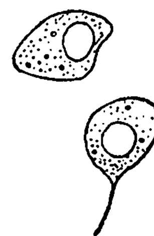
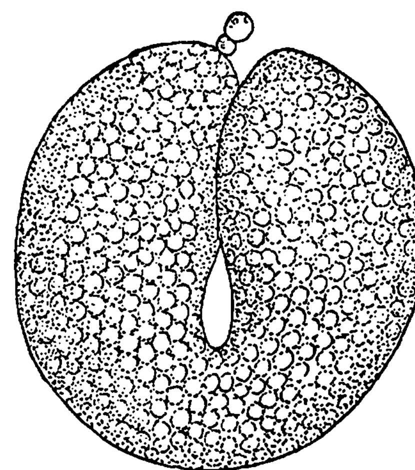
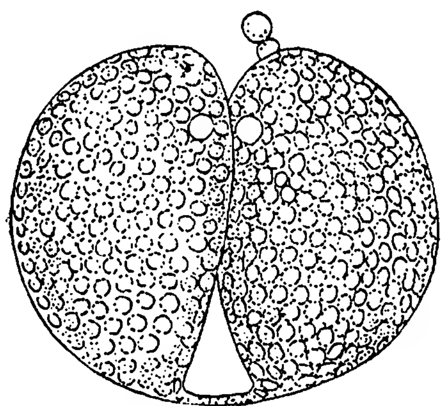


Рис. 1


Рис. 2


Рис. 3


Рис. 4


Рис. 5

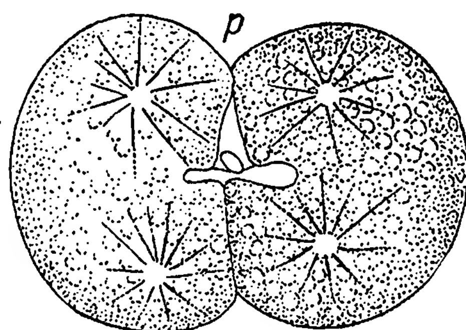
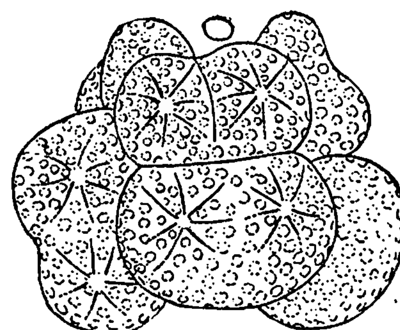
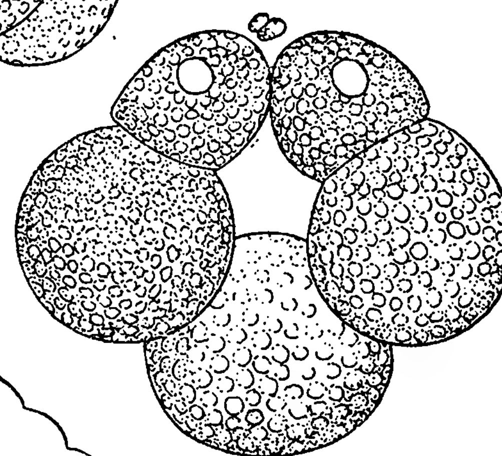
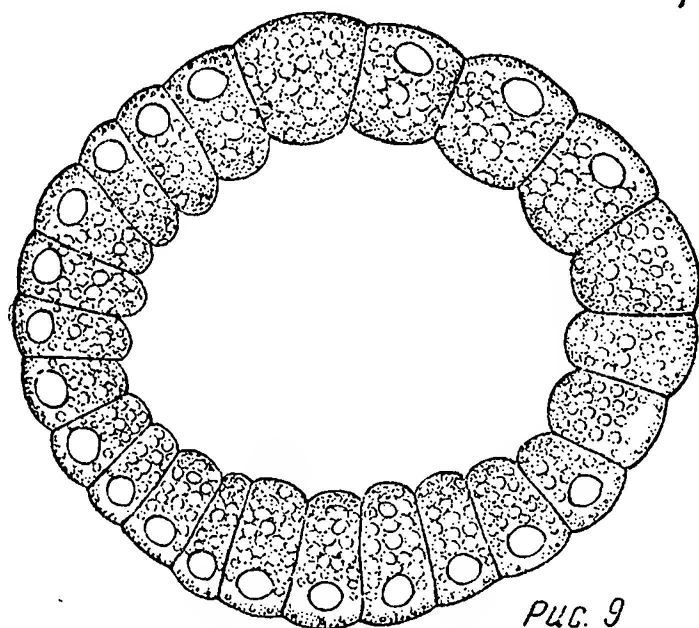
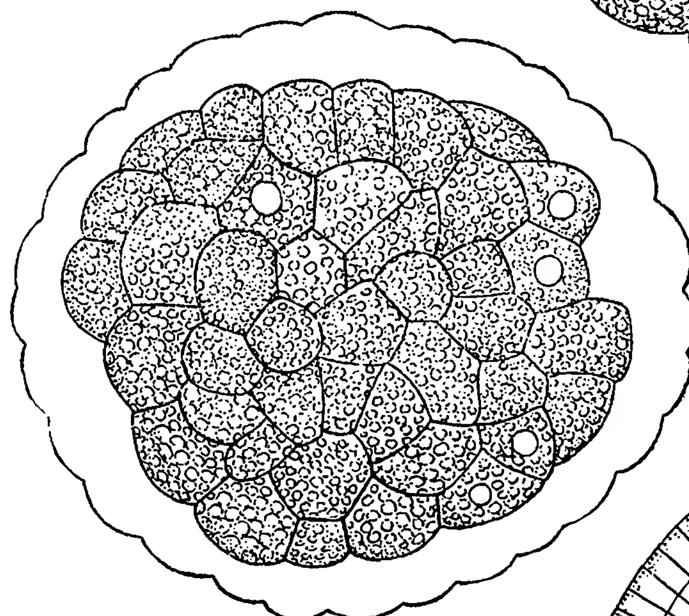


Рис 6


Рис. 7


Рис. 8


Рис. 9


Рис. 10

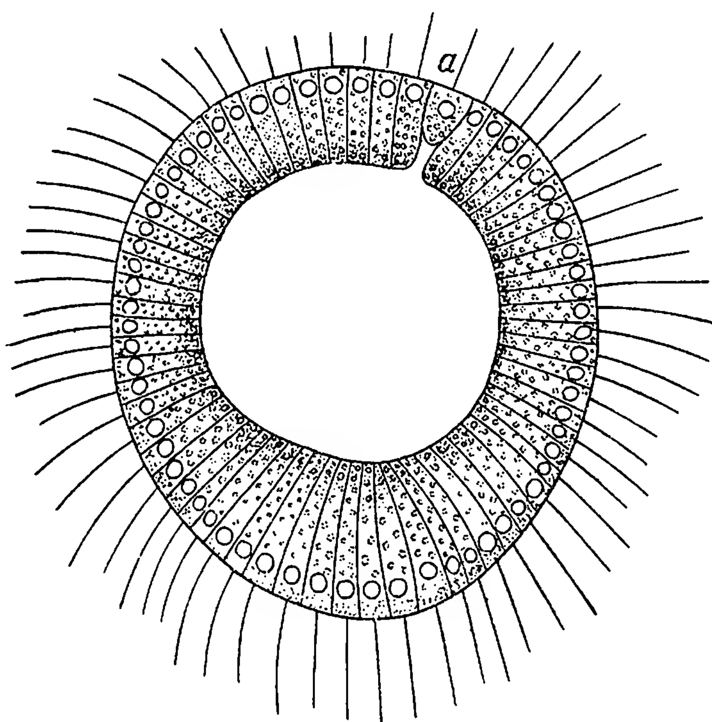
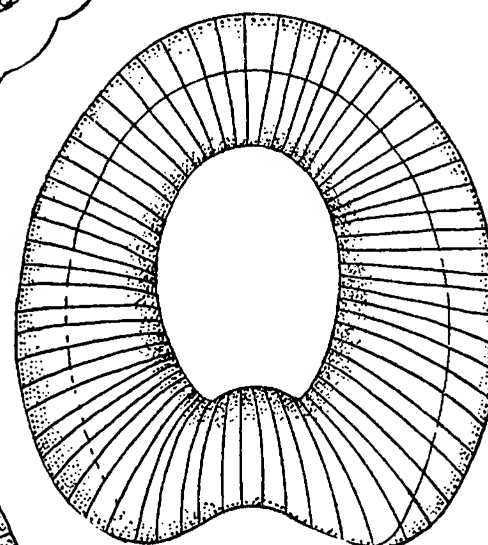


Рис. 11


Рис. 13

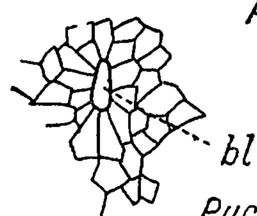


Рис. 14

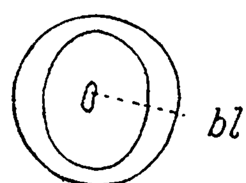
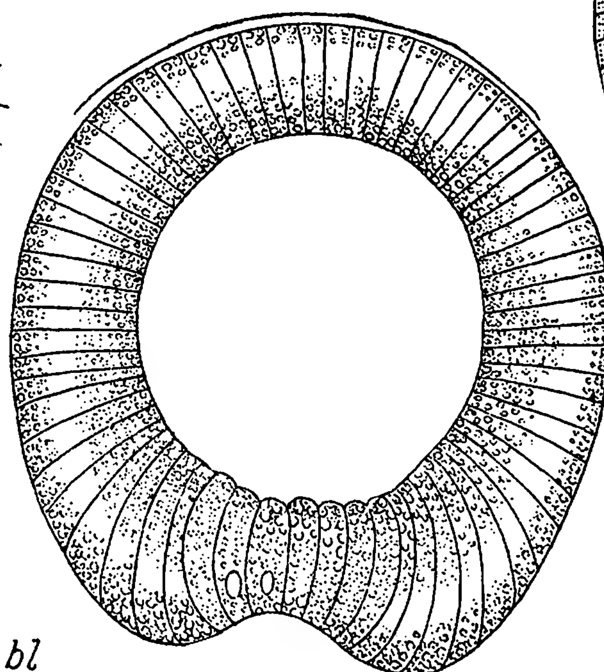


Рис. 17


Рис. 12

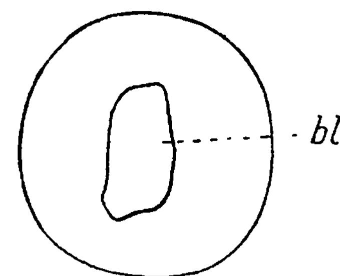


Рис. 15

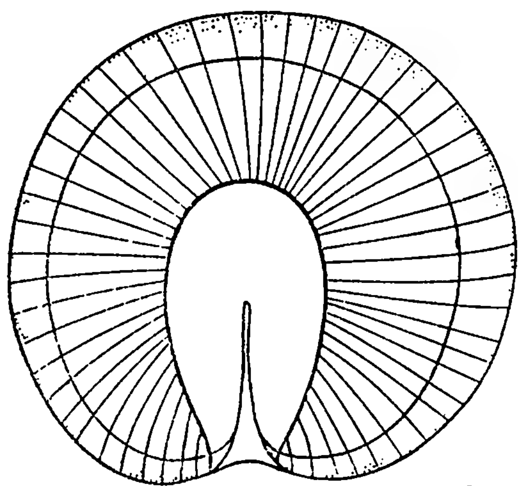


Рис. 16

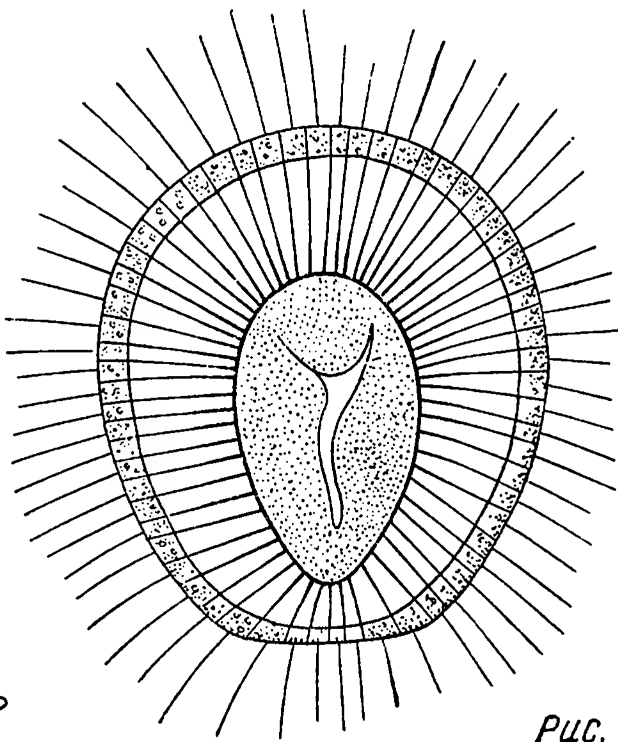


Рис. 18

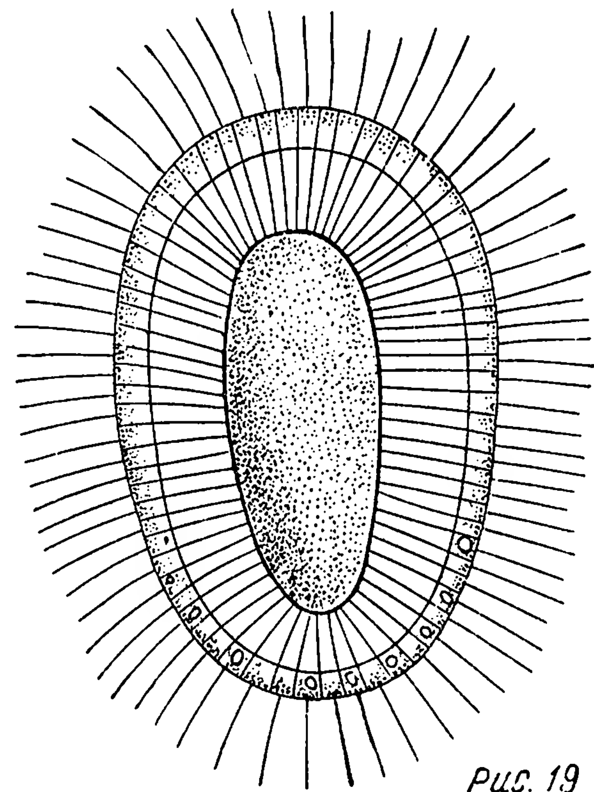


Рис. 19

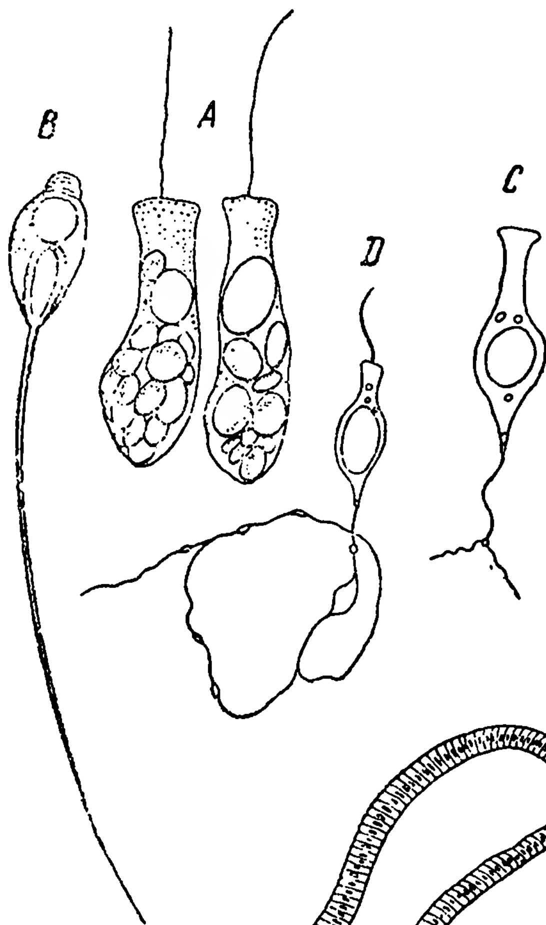


Рис. 20

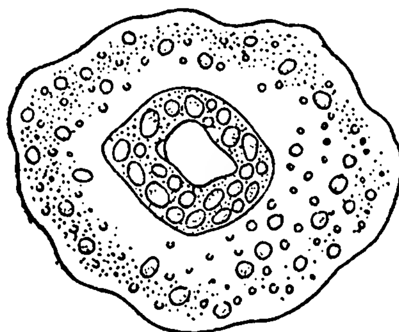


Рис. 21

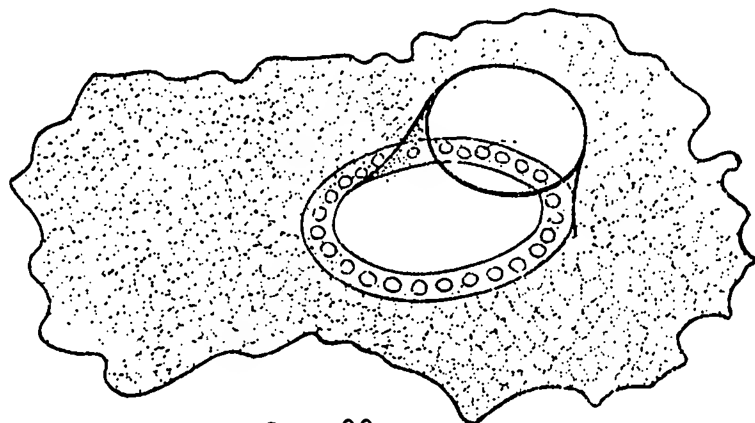


Рис. 22

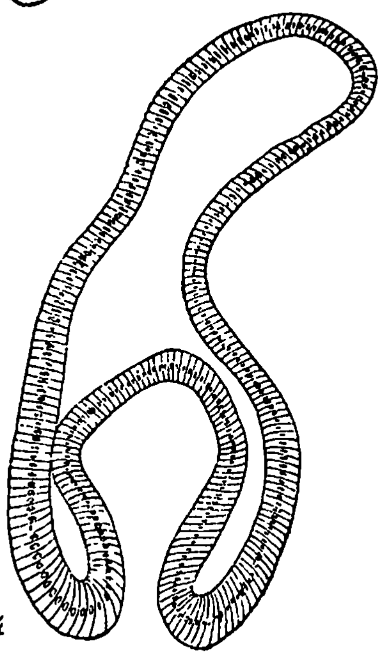


Рис. 24

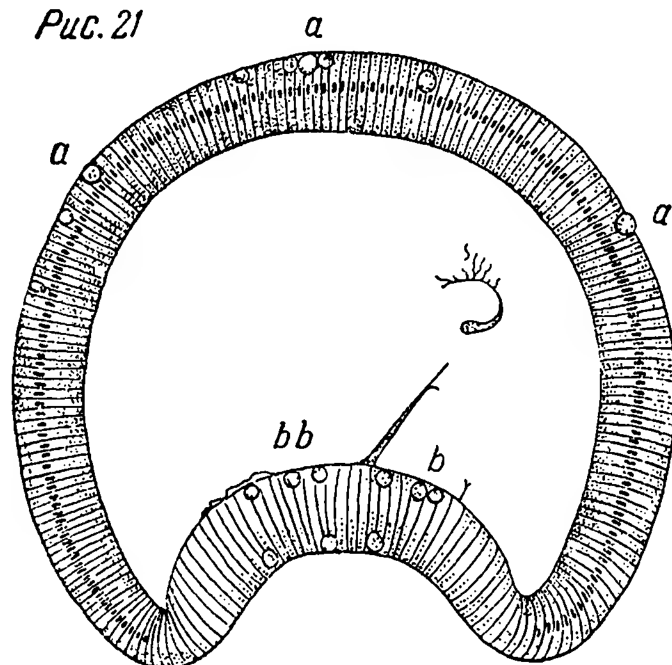


Рис. 23

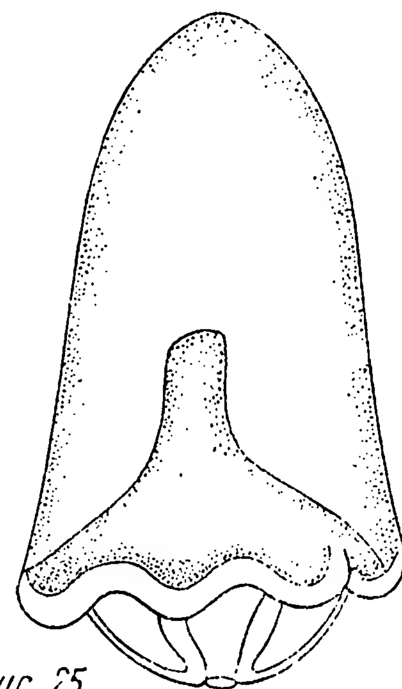


Рис. 25

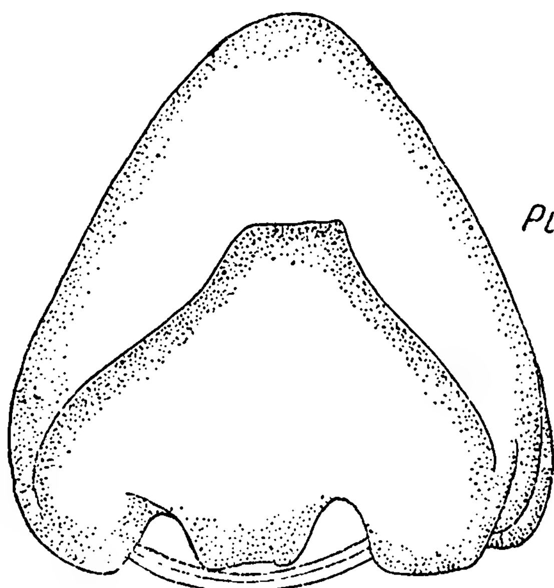


Рис. 26

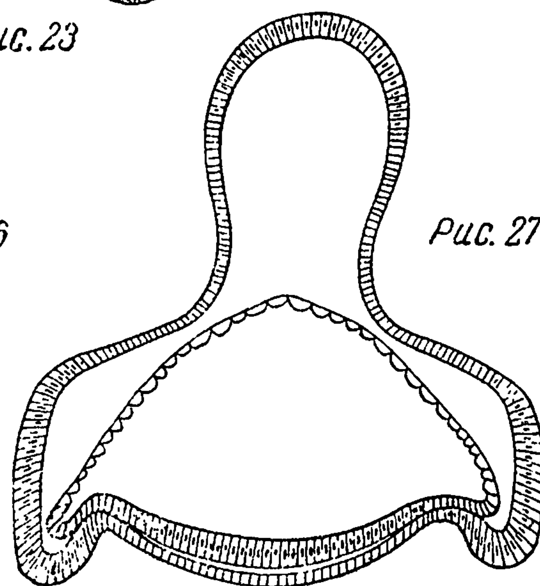


Рис. 27

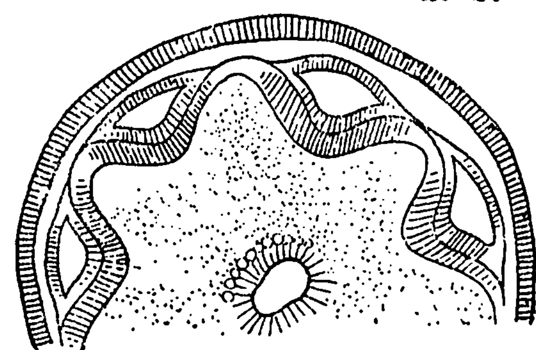
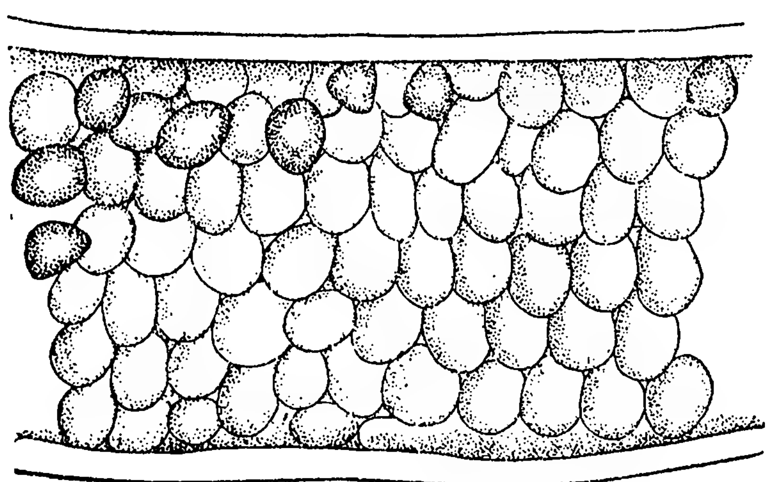
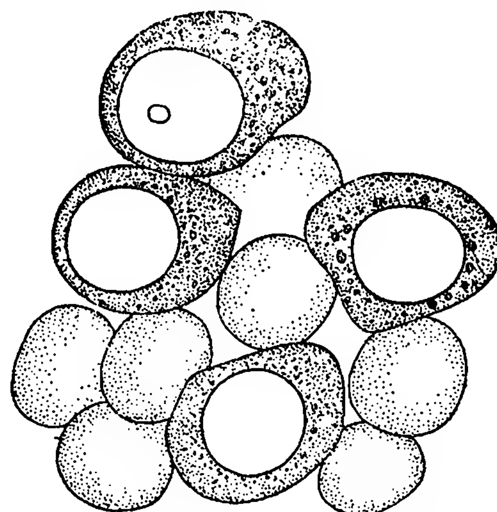
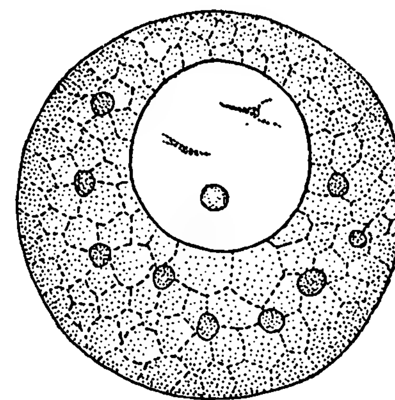


Рис. 28


Рис. 1


Рис. 2


Рис. 6

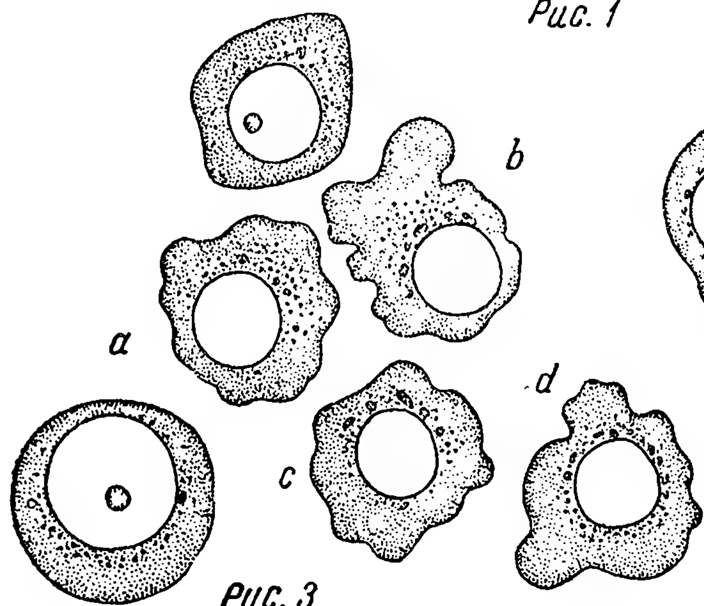
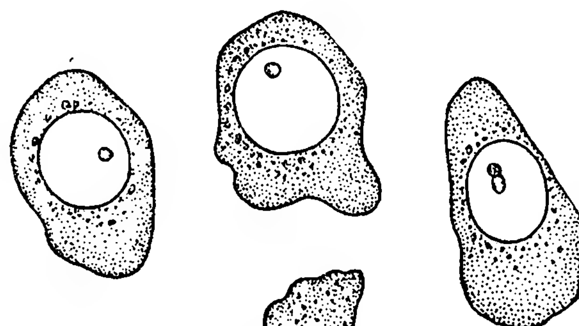
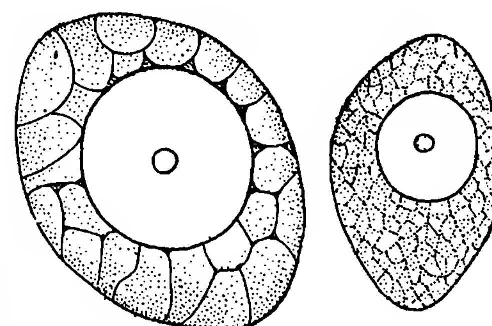


Рис. 3


Рис. 4


Рис. 5

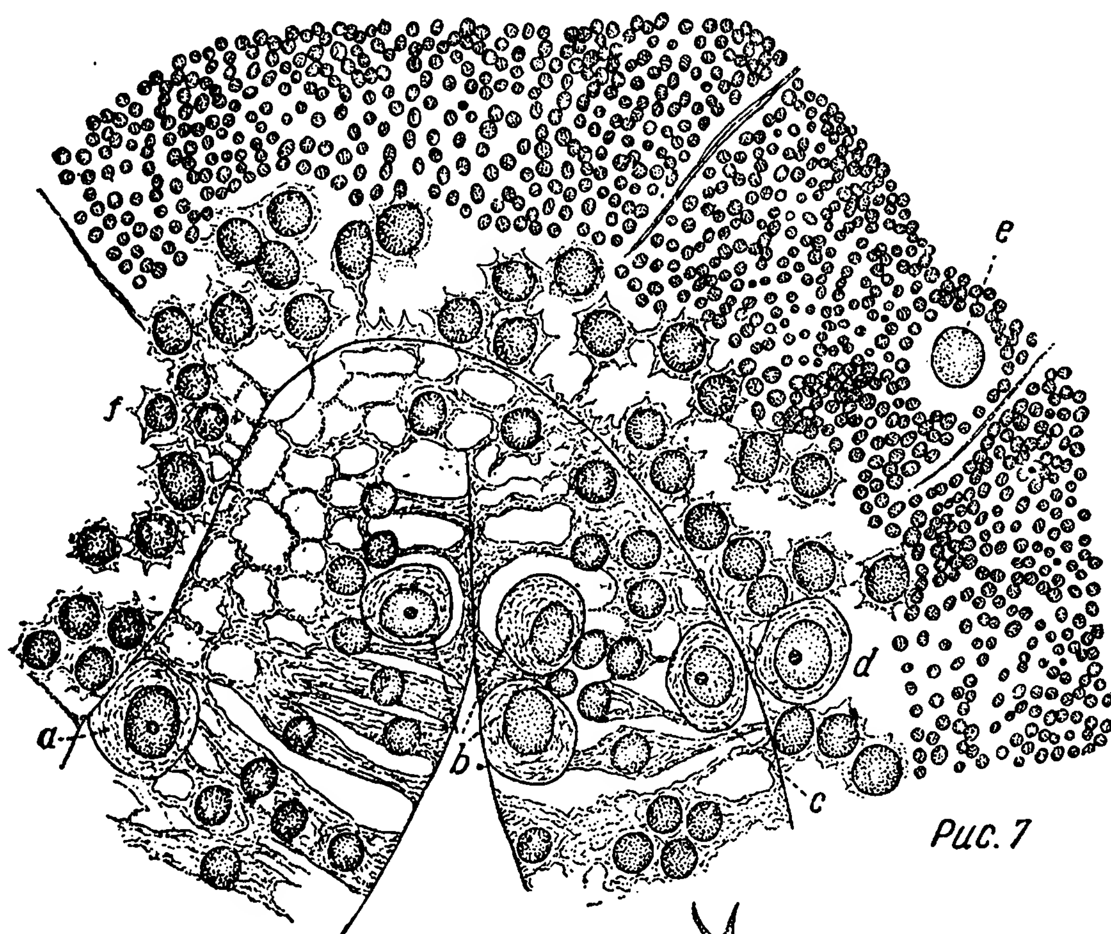


Рис. 7

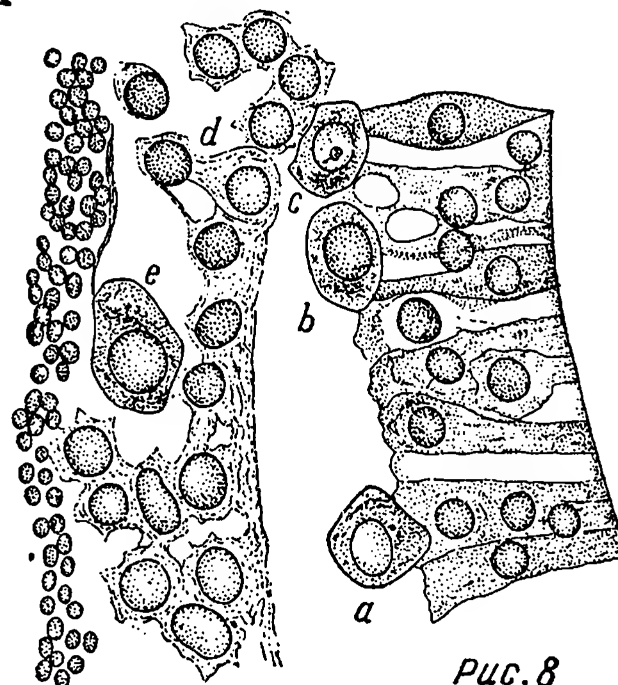
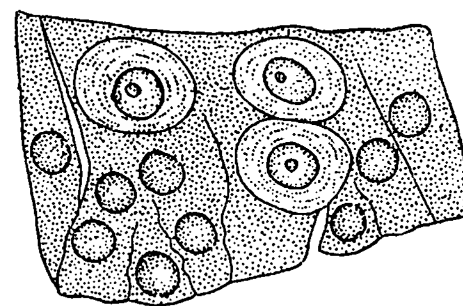
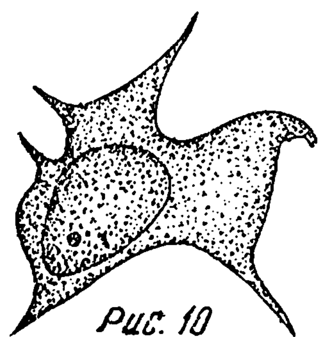
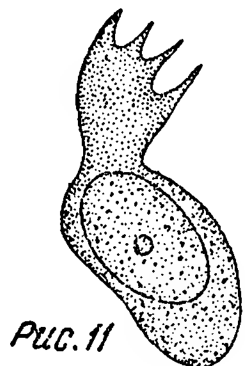
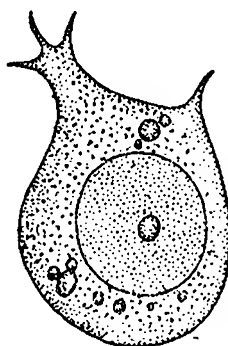


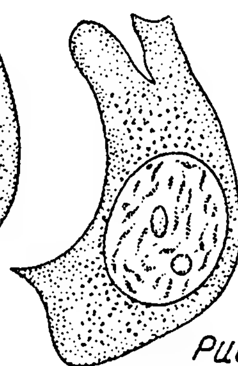
Рис. 8

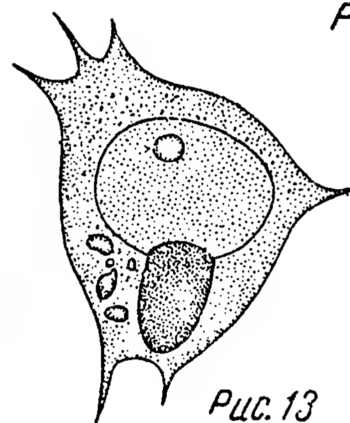

Рис. 9

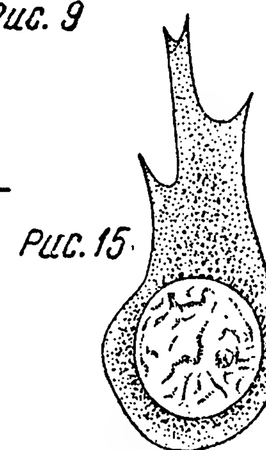

Рис. 10

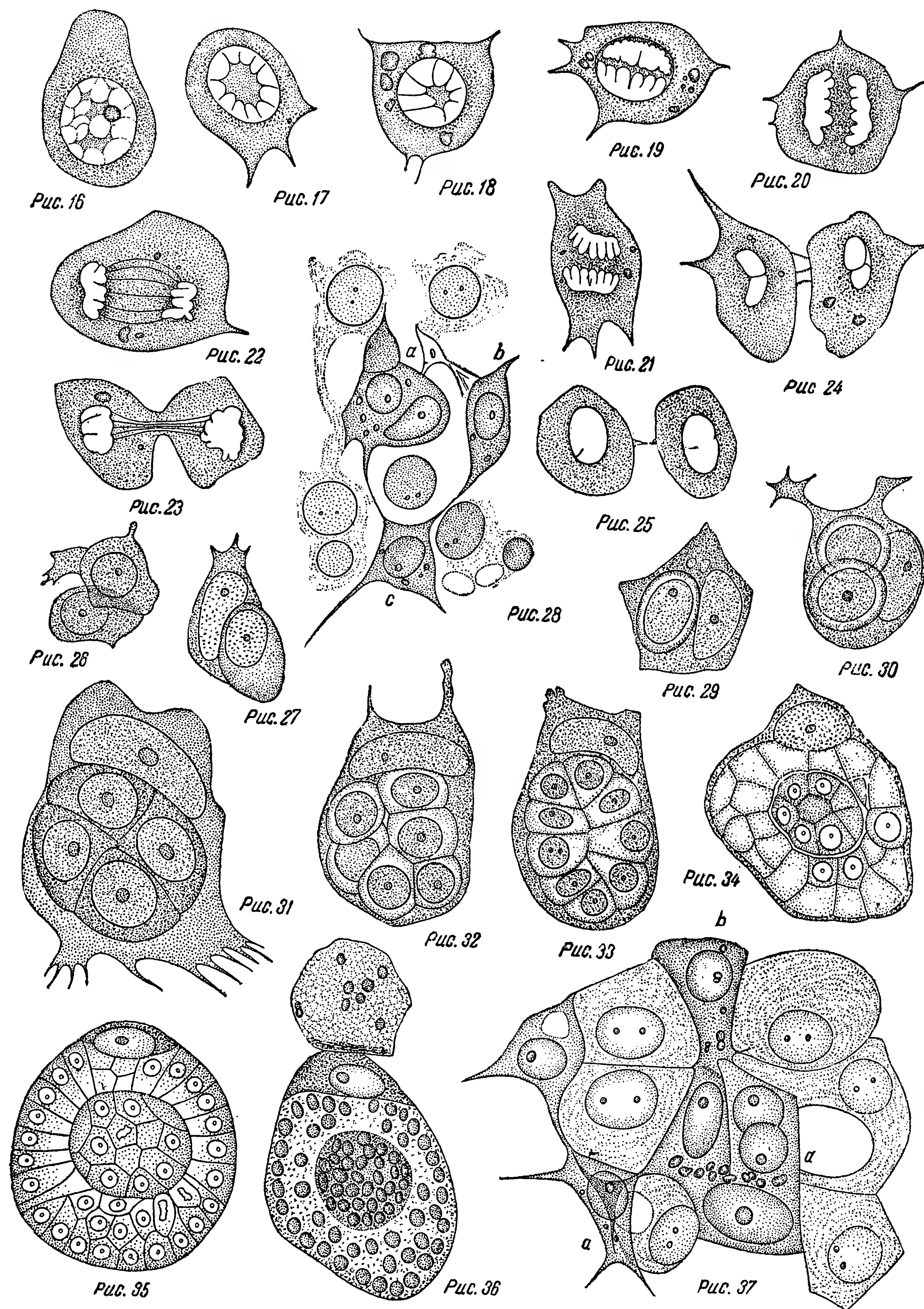

Рис. 11


Рис. 12


Рис. 14


Рис. 13


Рис. 15


Рис. 16
Рис. 17
Рис. 18
Рис. 19
Рис. 20
Рис. 21
Рис. 22
Рис. 23
Рис 24
Рис. 25
Рис. 26
Рис. 27
Рис. 28
a
b
c
Рис. 29
Рис. 30
Рис. 31
Рис. 32
Рис. 33
Рис. 34
Рис. 35
Рис. 36
Рис. 37
a
b

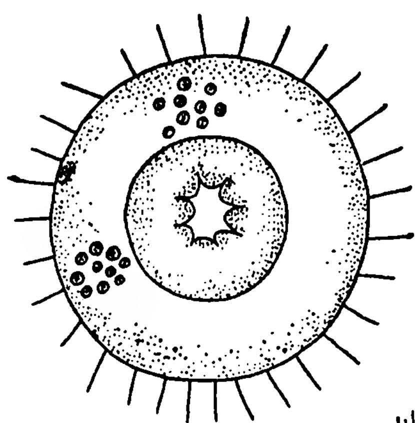


Рис. 1

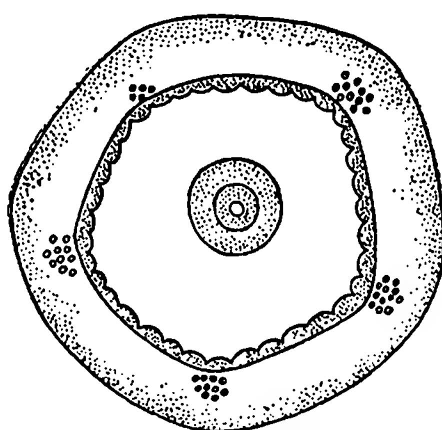


Рис. 2

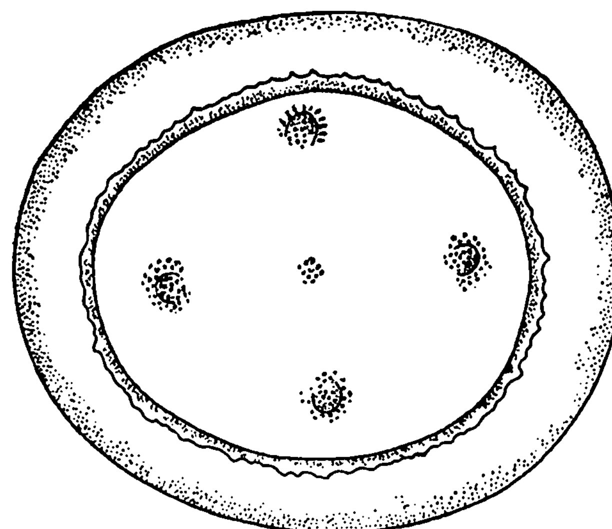


Рис. 3

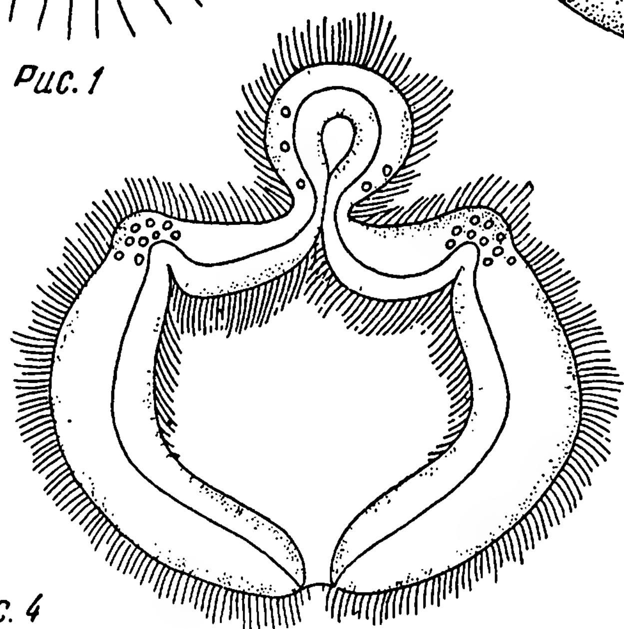


Рис. 4

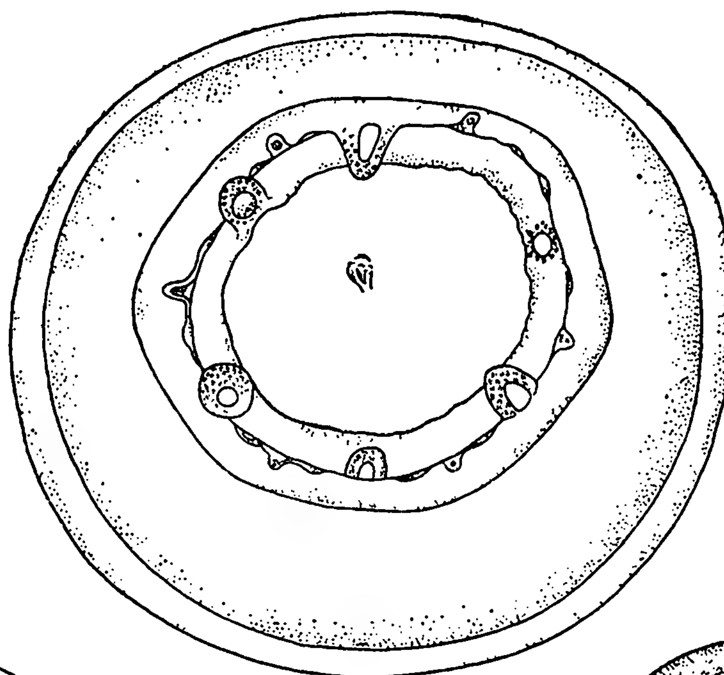


Рис. 5

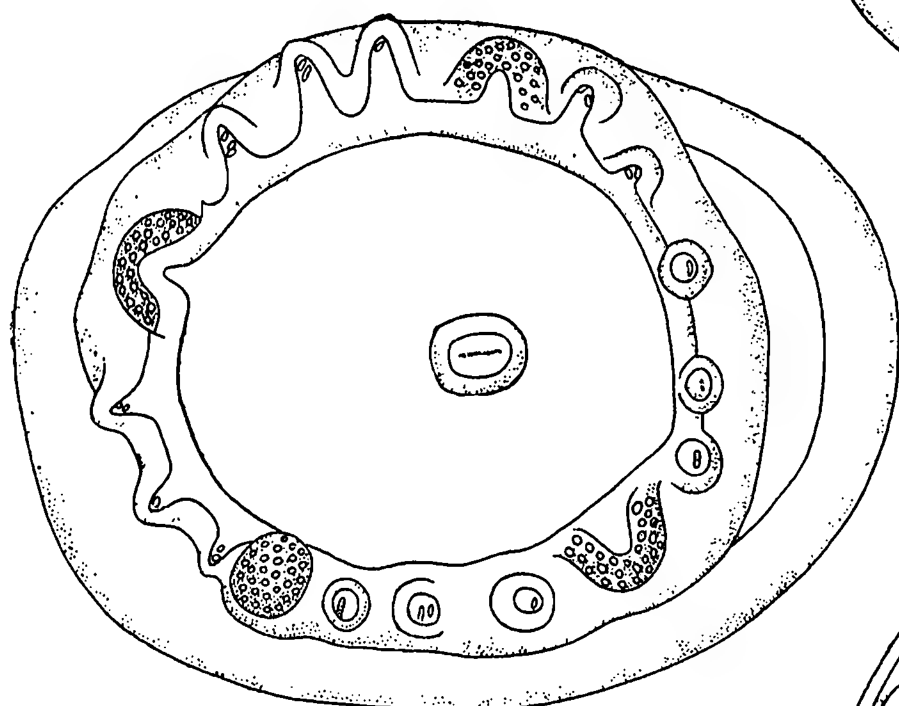


Рис. 6



Рис. 8

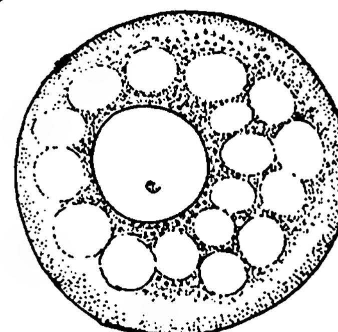


Рис. 9

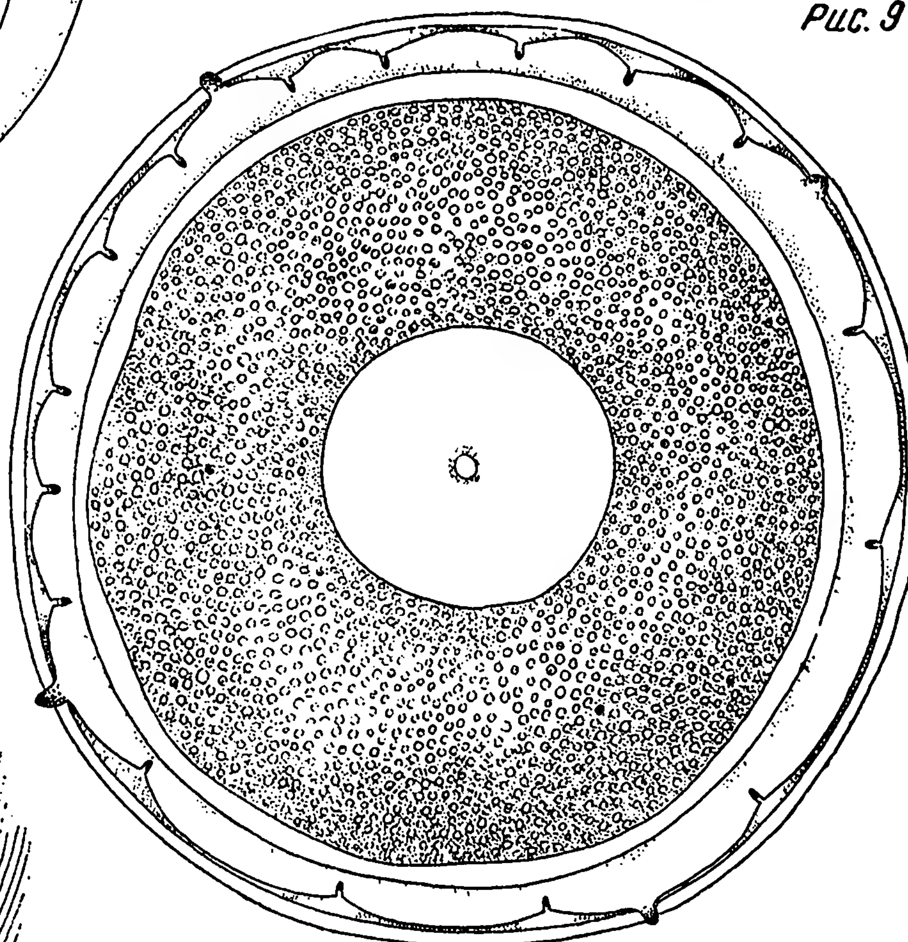


Рис. 7

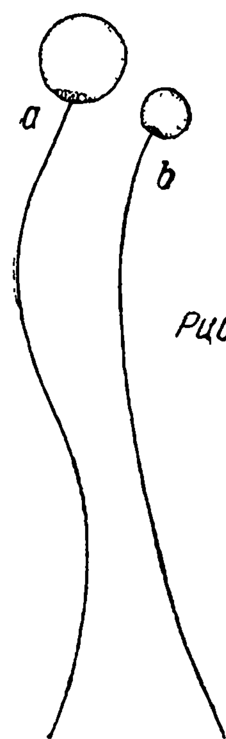


Рис. 10

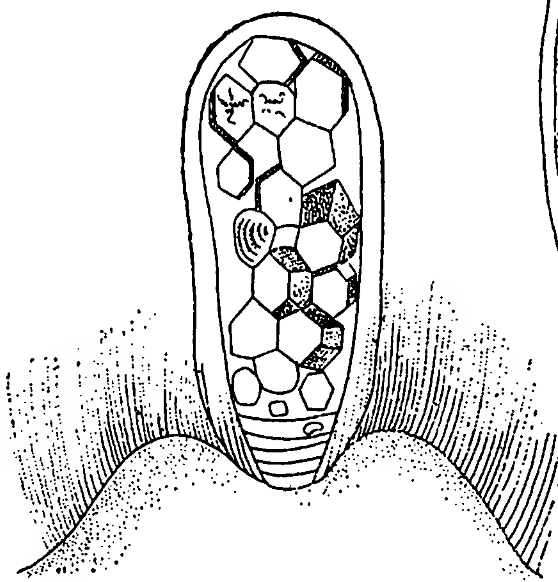


Рис. 11

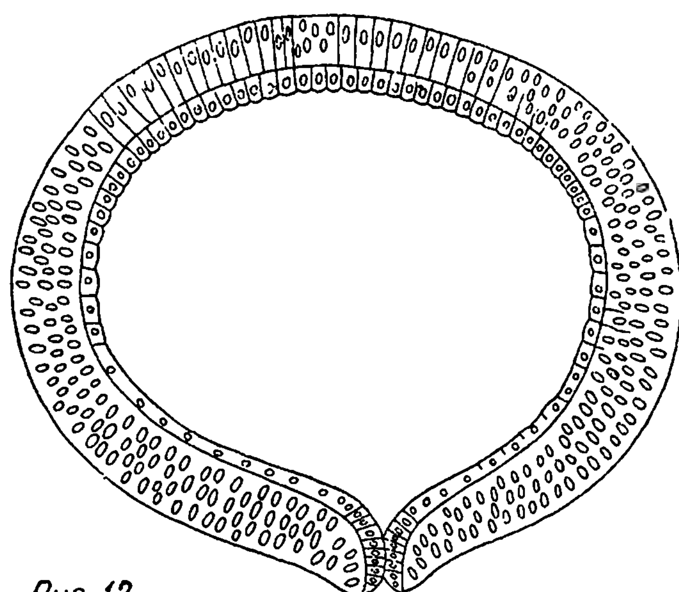


Рис. 12

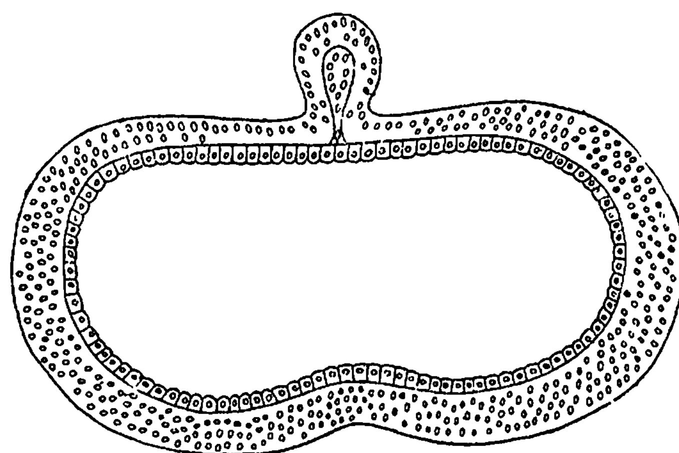


Рис. 13

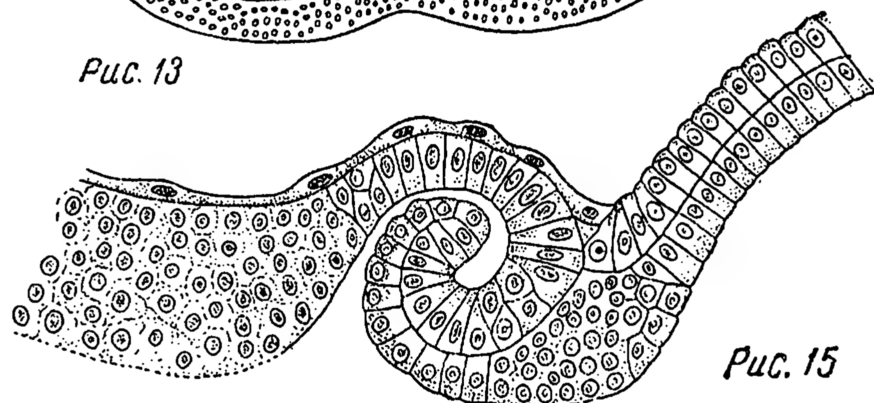


Рис. 15

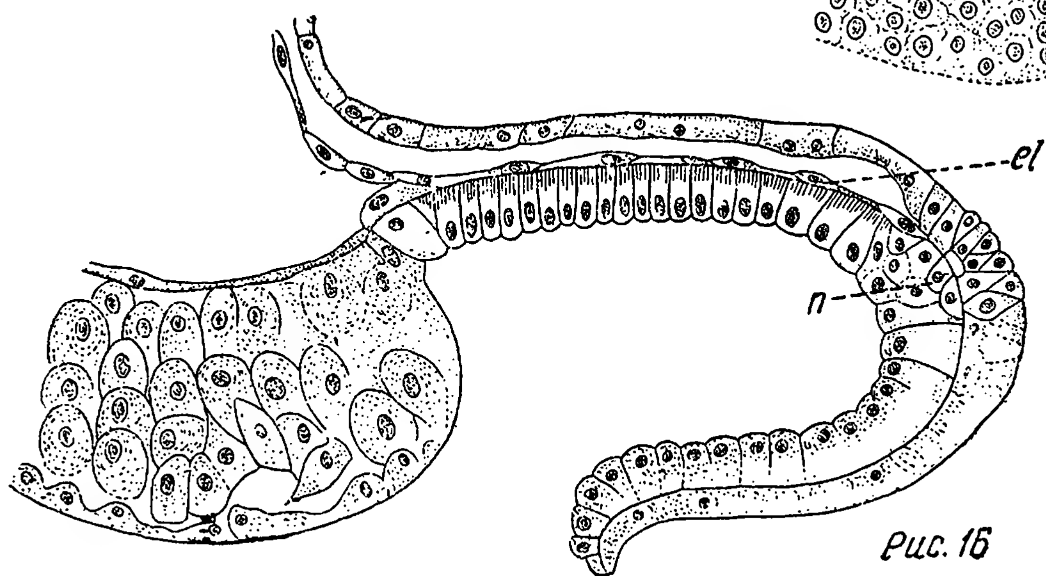


Рис. 16

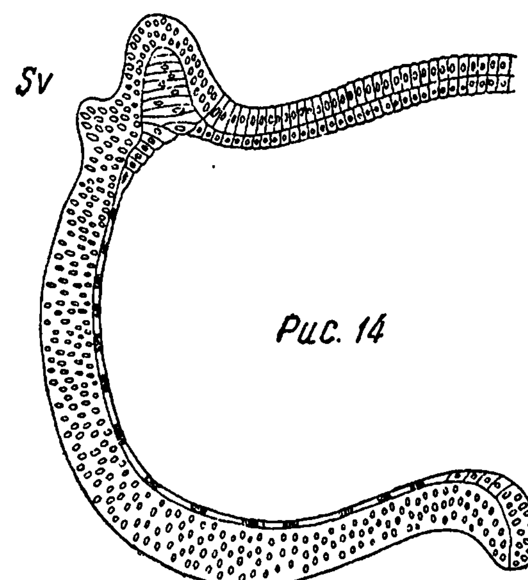


Рис. 14

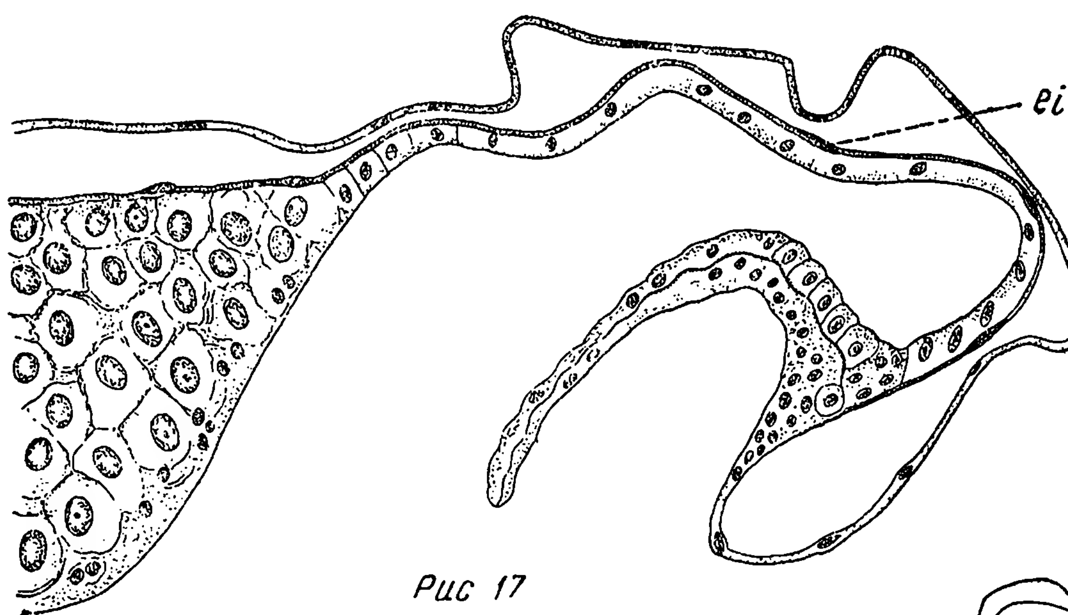


Рис 17

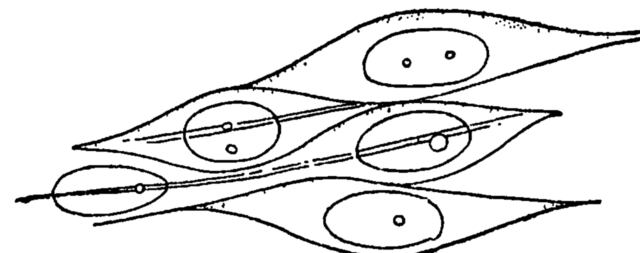


Рис. 18

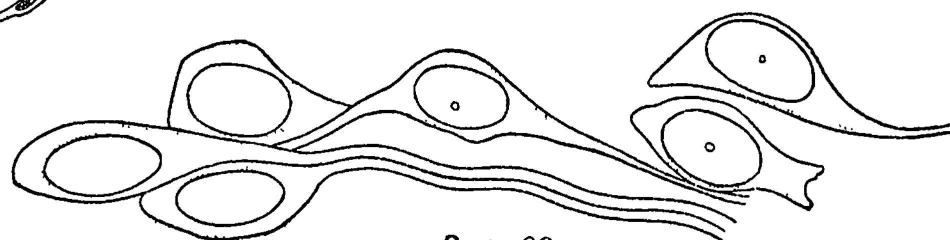


Рис. 20

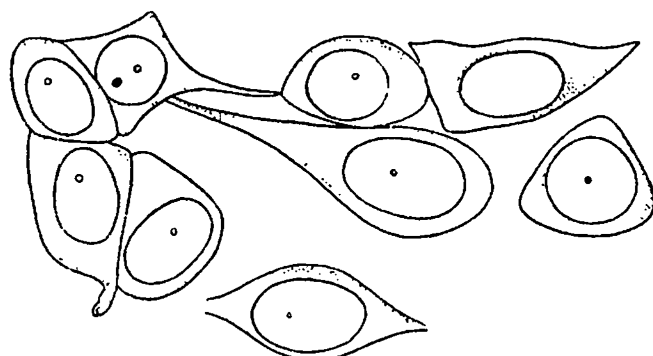


Рис. 19

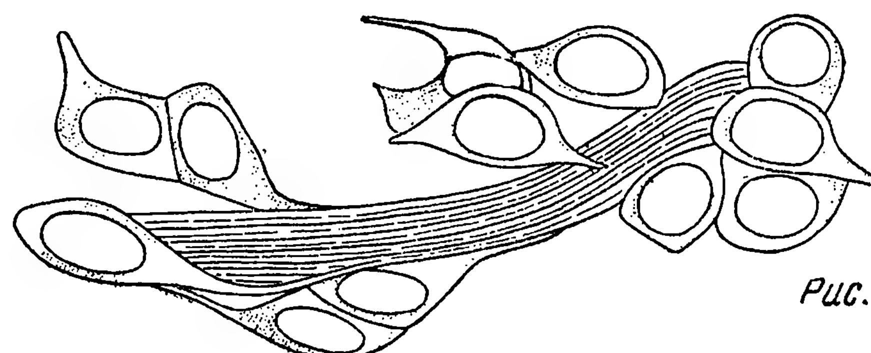


Рис. 21

ЛЕКЦИИ О СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПАТОЛОГИИ ВОСПАЛЕНИЯ

1892





ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Предполагая, что очерк естественной истории воспаления может найти читателей в России, я решил издать русский перевод моих лекций, читанных в прошлом году в Пастеровском институте. Перевод, сделанный П. Циклинской и О. Мечниковой, был просмотрен мною, так что ответственность за него падает на меня. Передавая его на суд читателя, я должен прежде всего предупредить, что предлагаемый мною труд не имеет претензии быть полным трактатом о воспалении. Некоторые стороны этого вопроса, как, например, этиология нагноения, были преднамеренно исключены из этого очерка, чтобы не слишком усложнять его.

Главная цель моего труда состоит в том, чтобы установить прочную связь между патологией и зоологией, или, правильнее, биологией вообще.

Подобно тому как в прежние времена сравнительная анатомия ограничивалась лишь изучением человека и высших животных, в медицине и до сих пор еще упорно игнорируются все патологические явления низших животных. А между тем эти последние, представляя условия наиболее простые и первобытные, дают, так сказать, ключ к пониманию сложных патологических явлений, входящих в область медицины.

Изучение воспалительного процесса с сравнительно-патологической точки зрения дает нам возможность проникнуть гораздо глубже в сущность этого явления.

В биологической теории воспаления, которую я провожу в этом очерке, очень часто упоминается о фагоцитах. Я должен,

однакоже, предупредить читателя, что я в этом сочинении не даю полного изложения теории фагоцитов, так как некоторые стороны ее, как, например, вопросы об иммунитете, о выздоровлении и атрофии, должны быть изложены особо.

За весьма малыми исключениями, лекции эти изданы в том виде, как они были прочитаны мною. Изменений против французского подлинника сделано не было.

Ил. Мечников

Париж, 19/31 марта 1892.

ЛЕКЦІИ

О

СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПАТОЛОГІИ

ВОСПАЛЕНІЯ,

читанныя въ апрѣлѣ и маѣ 1891 г.

въ Пастеровскомъ Институтѣ.

Ил. МЕЧНИКОВА,

Завѣдующаго Отдѣленіемъ Пастеровскаго Института въ Парижѣ

Съ тремя таблицами и 65 рисунками въ текстѣ.



С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Изданіе К. Л. Риккера.
Невскій проспектъ, 14.
1892.

Титульный лист первого издания (1892 г.)



ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 475

Лекция первая

Инфекция есть борьба между двумя организмами.— Пример Sphaerophrya.— Сравнительная патология как ветвь зоологии.— Основные элементы этой науки.— Воспаление.— Обзор главных теорий этого явления.— Современное положение вопроса.— Необходимость сравнительного метода для изучения воспаления 483

Лекция вторая

Подвержены ли одноклеточные организмы инфекциям и травмам?— Меротомия амеб и инфузорий.— Повреждения у Vaucheria.— Эпидемия, произведенная *микросферою* у амеб.— Внутриклеточное пищеварение у простейших.— Переваривание ими бактерий.— Эпидемии инфузорий.— Болезнь ядра и ядрышка.— Деление инфицированных *парамециумов* и средство, благодаря которому они избавляются от паразитов.— Ацинеты.— Хитридии 493

Лекция третья

Пласмодий.— Уколы стеклянной трубкой.— Прижигание нагретой палочкой.— Химические возбуждения. - Трофотропизм. – Химиотаксия.— Приучение пласмодия к различным веществам.— Роль отрицательной химиотаксии.—Отталкивание от бактерий.— Переваривание бактерий пласмодием.— Чувствительность пласмодия.— Неподвижные растения лишены настоящего внутриклеточного пищеварения.— Некроз и регенерация.— Опыты Вальденбурга.— Роль оболочки.— Исследования де-Бари относительно Peziza sclerotiorum.— Опухоли растений 506

Лекция четвертая

Переход одноклеточных к многоклеточным.— Беглый очерк теории Phagocytella.— Protospongia.— Губки; их организация.— Три

зародышевых пласта.— Питание губок.— Внутриклеточное пищеварение.— Искусственное деление.— Введение острых тел.— Утилизация посторонних тел для скелета.— Судьба организмов, проникших в тело губок.— Роль эктодермы в защите.— Сравнение с миксомицетами.— Сравнение с воспалением позвоночных 517

Лекция пятая

Coelenterata, иглокожие и черви.— Повреждения и восстановление гидр.— Скопление фагоцитов у медуз акалеф.— Фагоциты морских звезд.— Воспаление у Bipinnaria.— Реакция со стороны перивисцеральных клеток кольчатых червей.— Фагоцитная реакция в инфекциях у Naïs и дождевых червей.— Борьба между фагоцитами дождевого червя и Rhabditis.— Микробные инфекции червей 529

Лекция шестая

Суставчатоногие, мягкотелые и оболочниковые.— Их кровеносная система.— Фагоциты этих беспозвоночных.— Селезенка моллюсков.— Воспалительная реакция.— Нормальный диапедез у асцидий.— Введение бактерий в тело асцидий и ракообразных.— Инфекционная болезнь у Talitrus.— Болезни дафний.— Внедрение бактерий в тело насекомых.— Эпидемии у насекомых . . 545

Лекция седьмая

Позвоночные.— Амфиоксус.— Зародыши аксолотов.— Молодые личинки хвостатых амфибий.— Сравнение с беспозвоночными.— Головастики.— Диапедез.—Блуждающие клетки.— Неподвижные клетки.— Фагоцитные свойства лейкоцитов.— Можно ли причислить неподвижные клетки к фагоцитам?— Превращение лейкоцитов в неподвижные клетки.— Участь непревращенных лейкоцитов.— Эволюция воспаления в организованном мире 560

Лекция восьмая

Разновидности лейкоцитов.— Происхождение их различных форм.— Подвижность.— Фагоцитарные свойства.—Состояние поглощенных микробов.— Их жизненность и ядовитость.— Чувствительность лейкоцитов.— Осязательная чувствительность.— Химиотаксия.— Исследования Бухнера.— Лейкоцитоз.— Внутриклеточное пищеварение.— Уничтожение микробов, особенно у невосприимчивых животных.— Воздействие против спор.— Размножение лейкоцитов прямым и посредственным делением.— Прогрессивные изменения.— Слияние лопастей ядра 575

Лекция девятая

Эндотелий сосудов.— Первичное развитие на счет подвижных клеток.— Развитие капилляров.— Сократительность эндотелиальных клеток.— Звездчатые клетки.— Фагоцитоз эндотелиальных клеток.— Неподвижные клетки соединительной ткани.— Класматоциты Ранвье.— Клетки Эрлиха.— Активное выхождение лейкоцитов при диапедезе.—Опыты с хинином (Бинц, Дисссельгорст).— «Itio in partes».— Расширение сосудов.— Теория влияния окружающей ткани.—Влияние нервной системы. Отрицательная химиотаксия лейкоцитов при сильных инфекциях . . 598

Лекция десятая

Хронические воспаления.— Туберкулез как тип хронического воспаления.— Фагоцитарная роль туберкулезных клеток.— Уничтожение туберкулезных бацилл фагоцитами.— Сопротивление Meriones против туберкулезной заразы.— Проказа 615

Лекция одиннадцатая

Серозные воспаления.— Две группы этой формы воспаления.— Теория бактерицидных свойств жидких сред организма и серозный экссудат.— Антитоксические свойства серума и серозные воспаления 628

Лекция двенадцатая

Приложение добытых фактов к критике теорий притяжения питательных веществ и повреждения сосудистых стенок.— Опыты Конгейма с языком лягушки.— Возбудители воспаления, введенные в кровь.— Реакция у беспозвоночных как аргумент против теории Конгейма.— Борьба организма против внешних деятелей.— Роль внутриклеточного пищеварения.— Фагоциты.— Hemitis.— Примеры: возвратный тиф, болезнь дафний.— Туберкулез.— Сущность воспаления.— Чувствительность фагоцитов.— Ее прогрессивный ход.— Чувствительность эндотелиальных клеток.— Определение воспаления.— Воспаление не есть регенерация.— Воспаление не есть резорбирование.— Возражения, сделанные против биологической теории воспаления.— Витализм.— Телеология.— Отсутствие фагоцитов в угрожаемых местах.— Несовершенство воспалительной реакции.— Активное вмешательство человека.— Сравнительная патология 635

Объяснение таблиц 648



ЛЕКЦИЯ ПЕРВАЯ

Инфекция есть борьба между двумя организмами.— Пример Sphaerophrya.— Сравнительная патология как ветвь зоологии.— Основные элементы этой науки.— Воспаление.— Обзор главных теорий этого явления.— Современное положение вопроса.— Необходимость сравнительного метода для изучения воспаления

Главнейшие патологические процессы исследуются обыкновенно на позвоночных, да и то начиная с лягушек, т. е. с животных уже очень сложных. Этим объясняется крайняя трудность изучения и анализа патологических явлений. Но задача может быть значительно облегчена, если мы обратимся к низшим животным, у которых все процессы гораздо проще. Исходя из такой точки зрения, я и решаюсь в качестве зоолога прочесть эти несколько лекций.

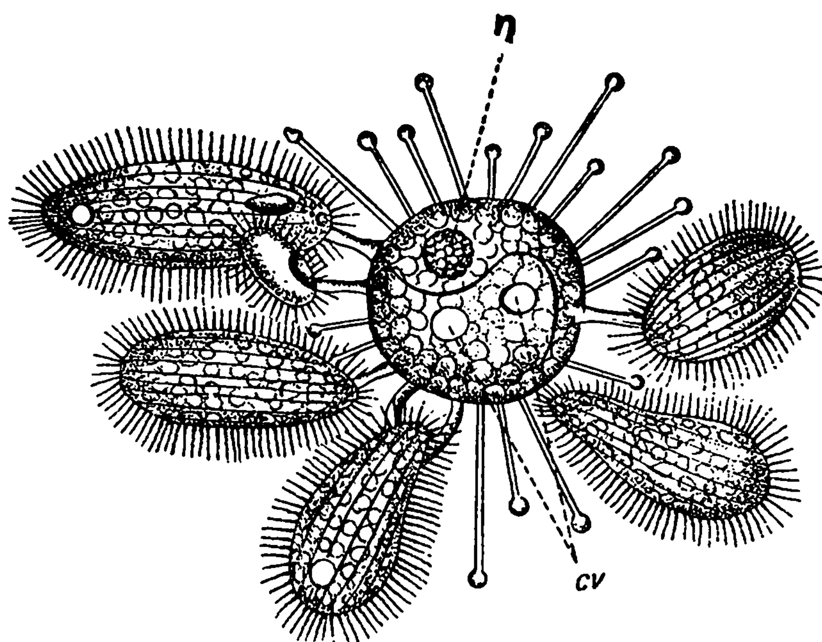
Нет надобности приводить специальные доказательства в подтверждение того, что болезнь и патологические процессы следуют тем же законам эволюции, как сам человек и высшие животные. Все организмы, начиная с самых низших, подвержены инфекционным болезням, вызываемым различными паразитами. Совершенно естественно предположить, что паразитизм производит целый ряд определенных болезненных явлений в зараженном организме и вызывает в то же время реакцию с его стороны.

Исследуя животных или растения, мы находим, что очень многое в их организации приспособлено к нападению или защите. Твердые покровы рака, скорлупа моллюсков, зубы

позвоночных и многие другие органы — все это охранительные средства животных в их постоянной борьбе. Одно перечисление подобных органов потребовало бы полного изложения сравнительной анатомии.

Не трудно доказать, что активное нападение легко превращается в инфекцию. Спустимся в мир низших существ и остановимся на биологических отношениях некоторых видов инфузорий.

Между этими животными есть группа сосущих — *ацинеты*. Они снабжены присосками, направленными в разные стороны и служащими для нападения на инфузорий других видов и для высасывания всего их содержимого (фиг. 1). Большинство этих ацинет прикрепляется к различным подводным предметам и играет роль настоящих хищников. Наблюдая их образ жизни, можно легко объяснить многие стороны их организации, приспособленной к активной борьбе с другими инфузориями; сопротивление последних также совершенно ясно.

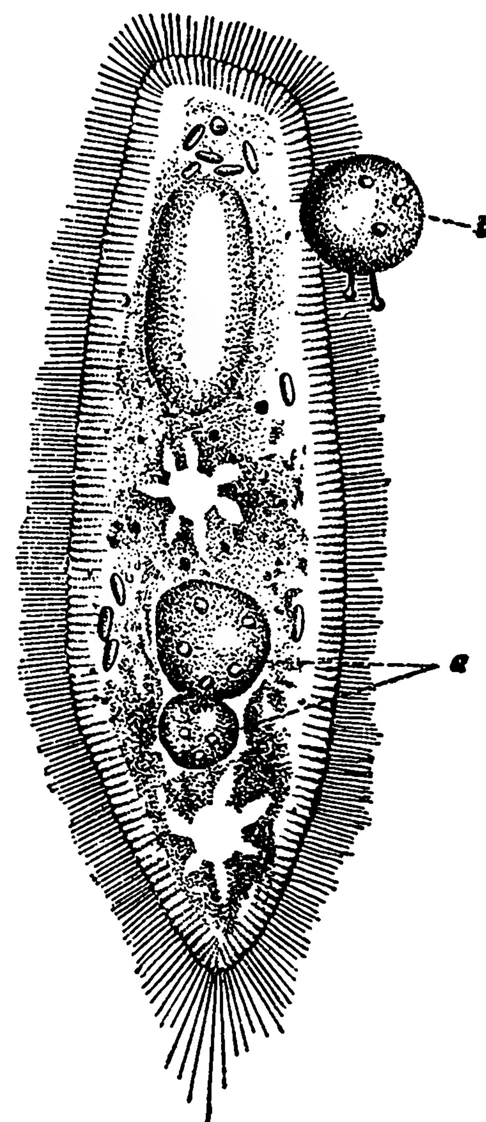


Фиг. 1. Sphaerophrya magna (по Мопа).

Между ацинетами есть очень мелкие представители. Вместо того чтобы быть прикрепленными к подводному предмету и привлекать к себе добычу, они, напротив, свободны и, выбирая более крупных инфузорий, сами прикрепляются к ним. Эти маленькие ацинеты проникают сквозь покровы своей добычи, внедряются внутрь ее и ведут в ней паразитический образ жизни (фиг. 2).

Пример этот показывает нам, что очень близкие организмы — два вида одного и того же рода (Sphaerophrya magna и Sph. paramaeciorum) — могут, с одной стороны, быть нападающими хищниками, а с другой — паразитами, производящими настоящую инфекцию. Если явления нападения и защиты составляют

предметы зоологического исследования, то и столь близкие им явления инфекции и сопротивления ей входят в ту же область исследования. Между этими явлениями только та разница, что активная борьба между животными бросается в глаза наблюдателю, и потому естествоиспытатели давно обратили на нее внимание, тогда как более скрытые явления инфекции были наблюдаемы только очень редко и недостаточно.[178]



Фиг. 2. Sphaerophrya paramaeciorum.

a — две паразитические Sphaerophryae; *b*—такой же индивидуум, прикрепленный к поверхности парамециума.

Итак, одна из отраслей зоологии должна быть посвящена изучению многочисленных приспособлений животного организма для проникновения в другое животное и для жизни в нем. С другой стороны, и главным образом, она должна изучать органы защиты и явления реакции в организме, подверженном нападению со стороны паразитов.

Таким образом должна возникнуть отрасль общей зоологии, т. е. *сравнительная патология животных*, которая будет во многих отношениях отличаться от ныне существующей сравнительной патологии. В то время как эта последняя, основанная главным образом ветеринарами, применяется исключительно к высшим животным, а именно к позвоночным, настоящая сравнительная патология должна обнимать весь животный мир в его целом и изучать его с самой общей биологической точки зрения.

Основные элементы сравнительной патологии, изучаемой с этой точки зрения, были заложены уже приблизительно треть века тому назад: почти одновременно, в 1857 и 1858 гг., Дарвином и Уолласом была обоснована научным образом теория естественного подбора; затем Пастером — биологическая теория

брожения и Вирховым — целлюлярная патология. Первая из этих теорий, служащая в настоящее время основанием для всякого биологического исследования, доказала преемственность развития организованных существ и объяснила явление целесообразности. Она констатировала, что одни полезные признаки упрочиваются борьбой за существование, вредные же устраняются естественным подбором.

Биологическая теория брожения, созданная Пастером, благодаря его открытию фермента молочнокислого брожения в 1857 г. и фермента масляного брожения в 1861 г., — сразу указала путь для объяснения причин инфекций. Давен получил вследствие этого возможность выдвинуть забытое открытие микроба сибирской язвы и тем дать точку отправления патологической бактериологии.

Наконец, выяснение Вирховым важной роли клеток организма в патологических процессах послужило третьим неизбежным звеном в цепи этих биологических теорий, необходимых для построения настоящей сравнительной патологии.[179]

Но несмотря на то, что основы этой науки были уже давно установлены, мы и в настоящее время еще недостаточно подготовлены для изучения вопросов общей патологии с сравнительной точки зрения. Доказательством этого могут служить господствующие учения патологии, относящиеся к наиболее важным болезненным явлениям.

Возьмем, например, *воспаление*, которое есть, как всем известно, явление, преобладающее во всей патологии. Познакомимся сначала с результатами, добытыми относительно этого явления обычными методами, и затем посмотрим, не удобнее ли перенести вопрос о воспалении на почву сравнительной патологии. Не имея возможности сделать подробного изложения всех теорий воспаления, ограничимся теми, которые имели наибольшее влияние в патологии и преподаются большей частью в настоящее время.

Очень долго внимание врачей было обращено главным образом на самый внешний признак воспаления — красноту. Вслед-

ствие этого на прилив крови смотрели как на существеннейшее явление воспаления и даже отождествляли их. Теории воспаления сводились поэтому к анализированию гиперемии и ее причину искали или в сосудодвигательном параличе (паралитическая теория), или в спазмодическом сокращении поврежденных артерий, связанном с приливом крови к окружающим областям (спазмодическая теория). Но скоро должны были заметить, что одна только гиперемия не способна обусловить настоящее воспаление. Часто наблюдается временная гиперемия, иногда даже довольно продолжительная, но без всякого экссудата, неизбежного при типичном воспалении. Поэтому для объяснения «опухоли» придумали теорию, по которой поврежденная область имеет притягательную силу для крови. Эта теория получила более определенный смысл благодаря учению Вирхова, а именно, что клетки воспаленной области обладают усиленной способностью питания и размножения, обусловливающими развитие большого количества клеток экссудата на счет элементов самой поврежденной ткани. По этой теории гиперемия представляется явлением подчиненным и вполне второстепенным.

Установление Конгеймом факта, что клетки воспалительного экссудата происходят из белых кровяных телец, позволило впервые решить точным образом один из главных вопросов воспа, ления. Установив незыблемо этот факт, Конгейм присоединился к теории Самуэля, по которой самая суть воспаления заключается в болезни сосудов, вызванной известным раздражителем. Воспаленные сосуды, сделавшись менее прочными, дают возможность пассивному выхождению жидкостей и кровяных шариков. Эти экссудативные части скопляются в месте наименьшего сопротивления, вследствие чего и образуется воспалительная опухоль.

По теории Самуэля и Конгейма, ткани поврежденной области, так же как и гиперемия и явления со стороны сосудодвигательных нервов, имеют только второстепенное значение при воспалении. Хотя некоторые пункты этой теории встретили более или менее серьезные возражения, но она принята

большинством современных патологов. Это учение часто принимается ими только в общих чертах, причем последователи его настаивают в то же время на возможности явлений, происходящих в самой поврежденной ткани и в сосудодвигательных нервах. Не имея возможности подвести все эти явления к общему началу, они довольствуются простым перечнем изменений, вызванных воспалением в тканях и в сосудодвигательной системе.

Циглер,* автор наиболее распространенного в настоящее время руководства патологической анатомии, признается в главе «Об определении воспаления» в невозможности дать этому явлению точной формулировки. Вот что он говорит по этому поводу: «Понятие «воспаление» включает в себя целый ряд явлений, происходящих отчасти в сосудистой системе, отчасти в тканях; эти процессы связаны между собой различным образом. Так как мы, следовательно, имеем дело не с одним отдельным явлением, то краткое и точное определение «воспаления» становится невозможным. Если даже взять только характерные для воспаления явления, например, те, которые происходят в сосудистой системе, то и тогда определение их не исчерпало бы понятия о воспалении». После этого Циглер ограничивается простым описанием изменений, вызванных воспалением.

По мнению Реклинггаузена,** «невозможно в настоящее время определить «primum movens» [первый толчок] воспаления, исходную точку изменений, т. е. место первичного повреждения». Таким образом, и ему остается одно подробное и тщательное описание явлений воспаления.

Определение воспаления, сделанное Корнилем и Ранвье,*** сводится к простому перечню явлений этого патологического процесса. Они определяют его как «ряд явлений, наблюдаемых в тканях или органах. Аналогичные им явления можно произвести искусственно действием физического или химического раздражителя».

* Lehrbuch der pathol. Anat., изд. 6-е, т. I, 1889, стр. 186.
** Handbuch d. allgemeinen Pathologie des Kreislaufes, 1883, стр. 198.
*** Manuel d'histologie pathologique, изд. 2-е, т. I, 1884, стр. 94.

Для упрощения столь сложного и трудного вопроса давно уже стали искать такую часть организма, которая была бы лишена сосудов и где можно было бы наблюдать изолированно воспалительные явления. Внимание было поэтому сосредоточено на хрящах, сальнике и, главным образом, на роговой оболочке. Из изменений, наблюдаемых в клетках этих тканей, был сделан вывод, что участие сосудов при воспалении не является необходимым. В бессосудистых тканях воспалительные явления выражались в размножении местных клеточных элементов и в возвращении их к «эмбриональному состоянию».

В своих исследованиях роговой оболочки Конгейм показал, что искусственный кератит связан с вмешательством со стороны сосудов, причем белые кровяные шарики мигрируют в воспалительный очаг то с краев роговой оболочки, то из конъюнктивального мешка. Эти результаты показали в то же время несостоятельность попыток выделить влияние сосудов при воспалении даже в таких органах высших животных, где они всего более отсутствуют.

Затем стали стремиться ввести в цикл воспалительных явлений изменения, происходящие внутри самих клеток, и восстановили теорию паренхиматозного воспаления Вирхова. Значительно расширив, таким образом, область воспаления, старались включить в нее и явления острой дегенерации клеток, как это было сделано Бро* в последние годы.

Итак, видно, что главная забота патологов сосредоточивалась в последнее время на определении взаимной роли сосудистой системы и местных клеточных элементов тканей.

Спор о происхождении воспалительных клеток из вышедших белых кровяных шариков или из местных клеточных элементов был возобновлен благодаря открытию кариокинетических явлений.

Это дало возможность решить многие вопросы развития и происхождения клеток.

---

* Étude sur l'inflammation, Paris, 1888, стр. 34.

В последнее время возникла полемика между Гравицом,* учеником Вирхова, и Вейгертом,** последователем Конгейма.

Первый доказывает, что большая часть гноя образуется на счет соединительнотканных клеток; второй поддерживает основную тезу своего учителя о происхождении воспалительных клеток из лейкоцитов, эмигрирующих сквозь стенки сосудов.

Открытие кариокинезиса дало возможность точно констатировать очень частое деление местных клеток воспалительного очага. Последователи Вирхова сделали из этого вывод о роли местных элементов в образовании воспалительной опухоли; защитники же воззрений Конгейма видели в делении клеток исключительно акт восстановления данного органа от первичного повреждения. Склоняясь все более и более к этому последнему воззрению, стали различать в воспалении две категории явлений: во-первых, воспаление в непосредственном значении слова, т. е. повреждение стенок сосудов и другие болезненные явления, вызванные раздражителем; во-вторых, восстановление, заключающееся в регенерации недостающих тканей и в образовании рубца. Розер*** пошел дальше всех в этом направлении. Он доказывает, что воспаление есть болезнь, вызванная микробами, а выздоровление слагается из явлений восстановления.

Розер считает даже «немыслимым дать общее определение воспалению, пока под этим именем соединяют самые разнородные явления, как инфекционные болезни и процессы выздоровления».

Но рядом с этим взглядом на воспаление давно уже возник другой в противоположном направлении. Вместо того, чтобы строго разделять две категории воспалительных явлений, старались объяснить их в целом как полезную реакцию против данного вредного деятеля. По этому учению, не только регенерация и зарубцевание, но и явления первичного воспаления, эмиграция лейкоцитов и изменение стенок сосудов служат восстановлением от повреждения.

* Deutsche med. Wochenschr., 1889, № 23.

** Fortschritte der Medicin, 1889, № 15 и 16.

*** Entzündung und Heilung, Leipzig, 1886, стр. 9, 11 и сл.

К этой теории, высказанной Заксом в очень определенной форме более 50 лет назад, возвращались в разные периоды времени. Поддерживаемая в общих чертах Бухнером,* она была развита в последнее время Нейманом.** Он утверждает, что настоящее воспаление происходит исключительно в случаях первичного повреждения тканей, и старается установить следующее определение воспаления: «под этим именем мы должны рассматривать ряд местных явлений, развивающихся вследствие первичных повреждений тканей (Laesio continui или некроз) и приводящих к их восстановлению» (l. c., стр. 363).

Из этого очерка современного учения о воспалении видно, что это явление, будучи в высшей степени сложным и изменчивым в своих проявлениях, не может быть достаточно изучено общепринятыми методами, несмотря на все старания исследователей. Поэтому понятно, почему некоторые ученые, как, например, Тома,*** предлагали полное устранение термина «воспаление».

Несмотря на частые попытки упростить исследование, исключая некоторые факторы из сложного процесса воспаления, до сих пор удалось получить положительные результаты только относительно воспалительного жара.

Изучая воспаление у лягушек, легко можно было убедиться, что здесь идет дело о настоящем *воспалении*, несмотря на отсутствие одного из четырех основных факторов его — dolor, calor, rubor, tumor[180]— повышения температуры. Воспалительный характер наблюдаемых явлений здесь настолько резок, что никому не пришло в голову возражать против термина «воспаление». Между тем в данном случае отсутствует именно повышение температуры, так что слово «воспаление» не применимо в этимологическом смысле.

К лягушке обратились только вследствие громадного преимущества этого животного с чисто технической точки зрения,

* Prophylactische Therapie der Lungentuberkulose, 1882

** Ueber den Entzündungsbegriff. Beiträge zur pathol. Anat (Ziegler), т. V, 1889, стр. 347.

*** Berliner klin. Wochenschr., 1886

не подозревая вовсе, что в то же время этим самым прибегли к сравнительно-патологическому методу. Для того чтобы выделить все несущественные факторы воспаления, надо следовать по тому же пути и сойти еще ниже по лестнице животных существ.

Мы уже видели, что невозможно вызвать воспаление без вмешательства сосудов, потому что у высших животных, даже в наиболее изолированных тканях, нельзя вполне устранить роли сосудистой системы. Поэтому для получения положительных результатов надо обратиться к многочисленной группе беспозвоночных; между ними есть много представителей, вполне лишенных сосудов.

Сравнительный метод оказал уже свои услуги не только в области естественных наук в строгом смысле слова, но даже в изучении наиболее сложных вопросов. Так, психология почерпнула много полезных данных из изучения психической деятельности наиболее простых животных. Одна только патология до сих пор игнорирует сравнительный метод, несмотря на то, что она имеет дело с очень сложными во многих отношениях явлениями. Именно она должна бы всего более черпать в этом методе для расширения поля своих исследований.

Можно следующим образом формулировать вопрос, поставленный на эту почву: обусловливается ли воспаление у низших позвоночных (амфиоксус) и у беспозвоночных теми же факторами, которые вызывают его у человека и высших позвоночных? Необходимо ли для воспаления присутствие сосудистой системы, или же оно может совершаться также у животных, лишенных сосудов? Какая в последнем случае роль нервной системы? Необходимо ли животному для воспаления обладать известным количеством дифференцированных органов, или для этого достаточно, чтобы оно состояло из скопления недифференцированных клеток? Встречается ли в растительном мире что-нибудь аналогичное воспалению? Обнаруживают ли одноклеточные организмы воспалительные явления?

В следующих лекциях мы рассмотрим отдельно каждый из этих вопросов.



ЛЕКЦИЯ ВТОРАЯ

Подвержены ли одноклеточные организмы инфекциям и травмам?— Меротомия амеб и инфузорий.— Повреждения у Vaucheria.— Эпидемия, произведенная *микросферою* у амеб.— Внутриклеточное пищеварение у простейших.— Переваривание ими бактерий.— Эпидемии инфузорий. Болезнь ядра и ядрышка.— Деление инфицированных *парамециумов* и средство, благодаря которому они избавляются от паразитов.— Ацинеты.— Хитридии.

Встречаются ли инфекционные болезни у одноклеточных организмов, столь распространенных в окружающих нас средах? Действуют ли и на них причины, вызывающие у нас воспаление?

Исследуем изменения, производимые такими причинами у низших организмов.

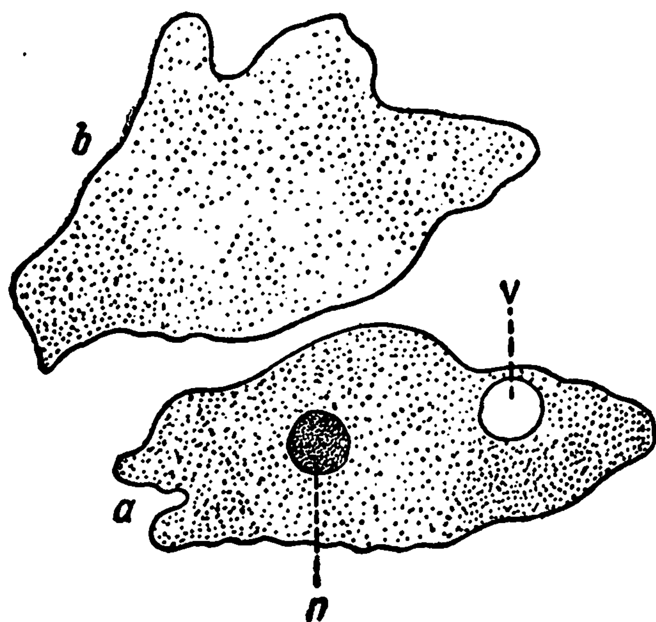
Даже самое незначительное повреждение неизбежно вызывает у человека и высших животных ряд типических воспалительных явлений. У одноклеточных существ все эти явления значительно упрощены. Если разрезать амебу пополам, то вдоль разреза не образуется даже раны, благодаря тому, что края заживают тотчас же после удаления лезвия (фиг. 3, 4). В результате получаются две новые амебы. Та из них, в которой осталось первичное ядро, продолжает расти и представляет из себя нормальную особь; другая же, лишенная ядра, погибает через более или менее длинный срок.* Низшие протоплазматические

---

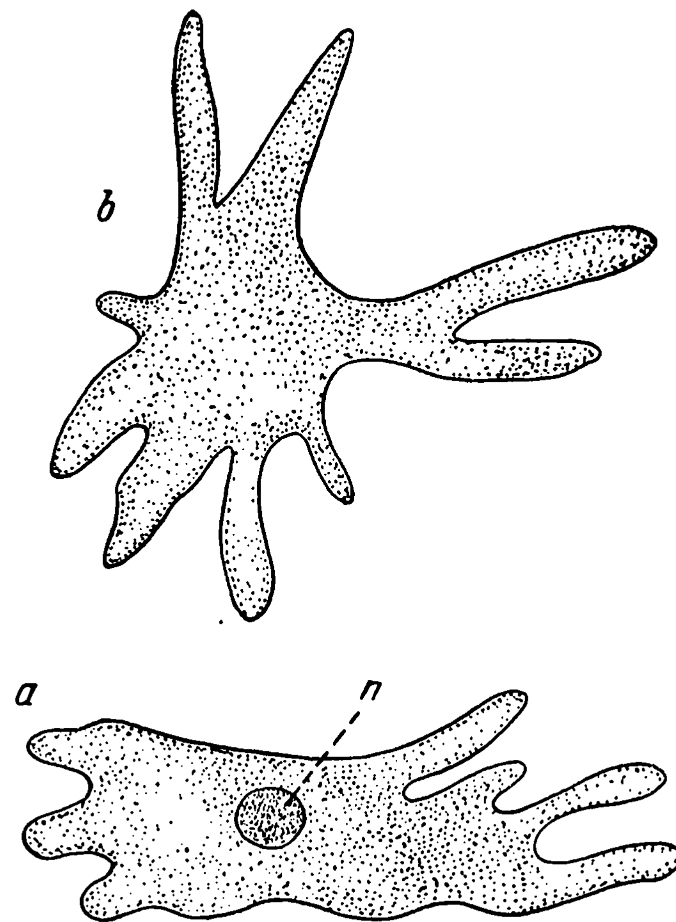
* V. Bruno Hofer. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, т. XXIV, 1889, стр. 109, табл. IV, V.

существа, снабженные многими ядрами, как, например, Actynophrys, могут быть разрезаны на несколько кусков; каждый из них регенерируется через очень короткое время, лишь бы в нем заключалась часть ядра.*[181]

У более дифференцированных инфузорий разрезывание острым инструментом производит настоящую рану, обнажающую внутреннюю плазму (фиг. 5). Но края периферического слоя вскоре прикрывают рану и, выделяя новую кутикулу, зарубцовывают ее окончательно.



Фиг. 3. Амеба, непосредственно вслед за разрезанием на две части



Фиг. 4. Та же амеба через 5 минут после разрезания

a — половина, заключающая ядро *n*; *b* — половина, не заключающая ядра; *v* — бьющийся пузырек (по Бруно-Гоферу).

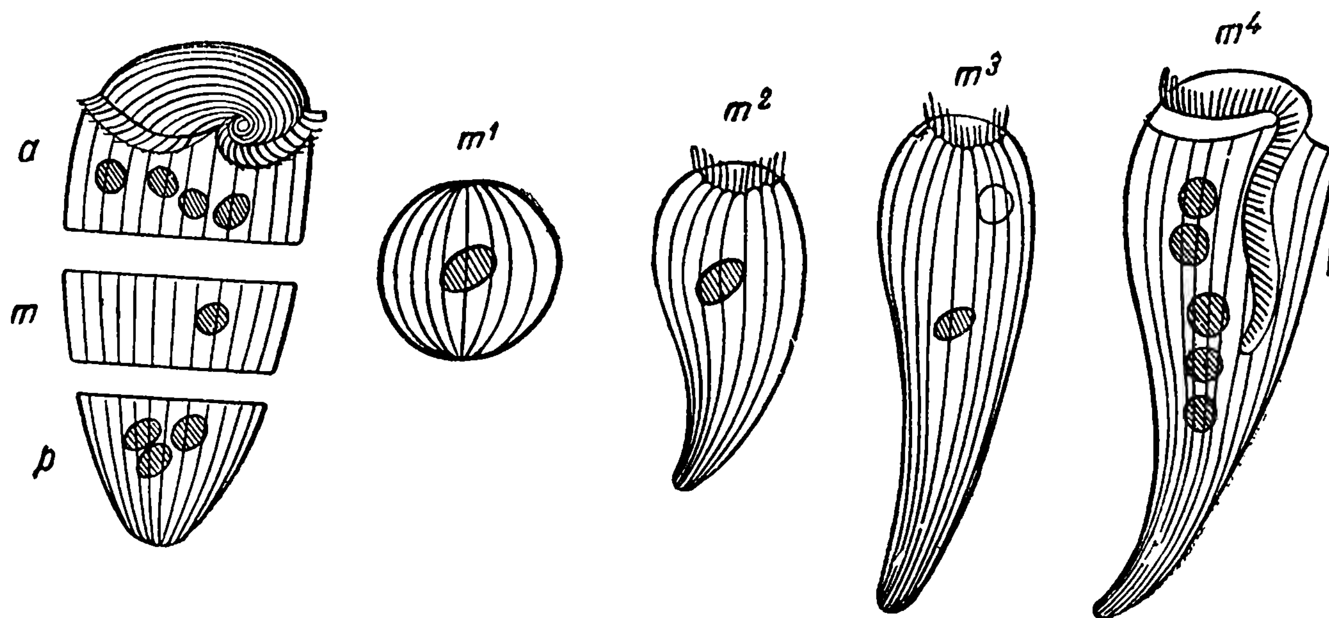
Подобное заживление происходит как в кусках, снабженных ядром, так и в отрезках, лишенных его. Но в то время как у первых в короткое время (иногда меньше чем в 24 часа) совершается полная регенерация, вторые, напротив, постепенно атрофируются и всегда умирают. Бальбиани,**

* V. Brandt. Ueber Actinosphaerium Eichhornii, 1887, стр. 30.

** Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires (Recucil zoologique suisse, т. V, 1888).

напечатавший весьма важную работу о «меротомии инфузорий», думает, что даже полное зарубцевание происходит исключительно в кусках, снабженных ядром.

Ядро имеет очевидное влияние на выделение кутикулярной оболочки. У некоторых видов, как, например, Trachelius ovum, эктоплазма отдельных сегментов тотчас же после разрезывания покрывает рану; куски, снабженные ядром, регенерируются менее чем через пять часов.



Фиг. 5. Меротомия стентора

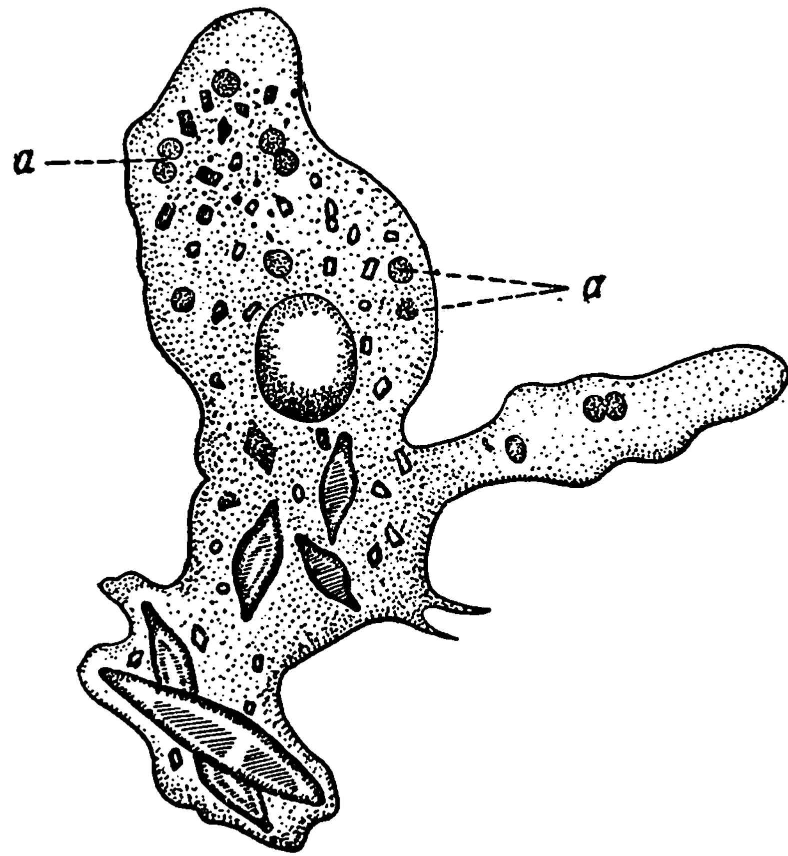
a — передний участок; *m* — средний; *p* — задний; m^1, m^2, m^3, m^4 — стадии регенерирующегося среднего участка (по Бальбиани).

Одноклеточные растения могут также подвергаться глубоким повреждениям, которые тем не менее не ведут их неизбежно к смерти. Таким образом, Ганштейн* наблюдал, что при разрезывании или раздавливании одноклеточной водоросли Vaucheria в ней отмирает только поврежденная часть; остальная же часть клетки вполне оправляется, выделив кутикулярную оболочку на пораненной области и образовав род секвестра. Следовательно, у низших организмов эти явления сводятся к более или менее полной и быстрой регенерации.

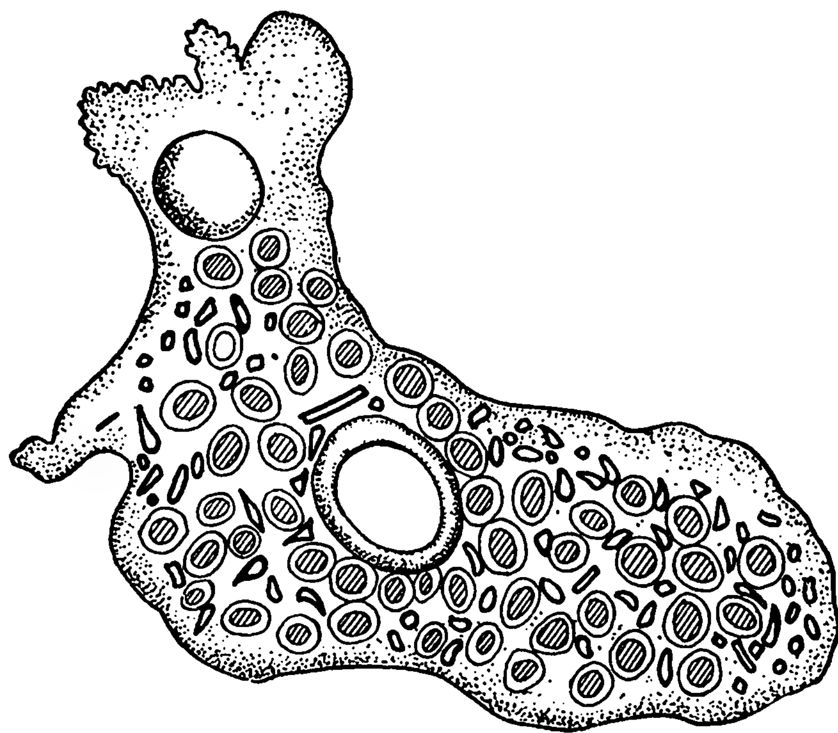
Помимо травмы, воспаление всего чаще вызывается инфекцией. Инфекционные болезни очень распространены между

* V. Frank. Die Krankheiten der Pflanzen, т. I, 1880, стр. 97.

Protozoa и одноклеточными растениями, даже между их низшими представителями.



Фиг. 6. Амеба в начале инфекции микросферами.



Фиг. 7. Умирающая амеба, наполненная паразитическими микросферами.

Мне удалось наблюдать у амеб эпидемию, производимую очень простым организмом в виде круглой клетки; он снабжен тонкой оболочкой и ядром и размножается делением.

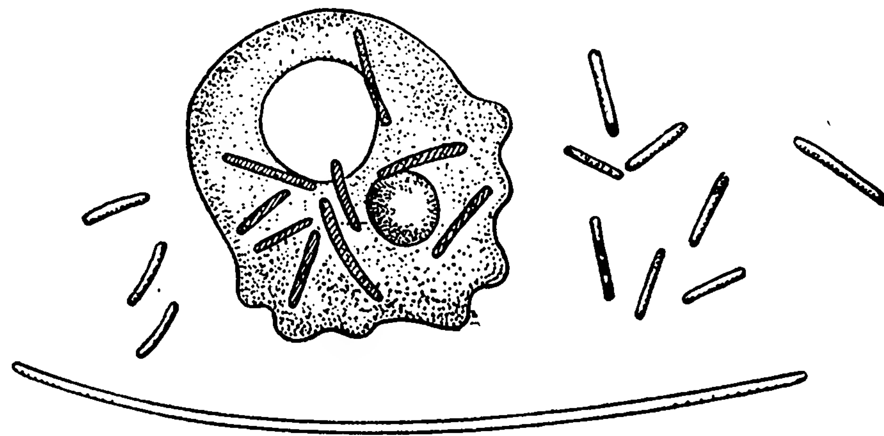
Большая Amoeba с округленными псевдоподиями питается диатомеями. Но она содержит иногда, кроме них, небольшое количество вышеупомянутых круглых клеток (фиг. 6), называемых мною Microsphaera. Протоплазматические движения и общий вид амебы остаются нормальными. Поэтому болезнь ее протекает незаметной по внешнему виду. Ближайшее наблюдение обнаруживает, однако, что только поглощенные диатомеи подвергаются пищеварительным изменениям, микросферы же, напротив, беспрепятственно размножаются делением внутри амебы. Мало-помалу последняя начинает выбрасывать диатомеи и становится все менее подвижной, обнаруживая этим свое болезненное состояние, протоплазма ее переполняется микросферами (фиг. 7), которые в конце концов и убивают амебу.

Этот факт интересен тем, что показывает, как амеба, легко переваривающая даже двойчаток, может быть побеждена с виду совершенно слабыми существами, благодаря их способности противостоять ее пищеварительному действию.

Для объяснения этого явления приходится предположить, что паразит защищается, выделяя внутри амебы вещество, ограждающее его самого и ядовитое для нее.

Следовательно, инфекция развилась в амебе, несмотря на развитую у нее способность внутриклеточного пищеварения.

Ближайшее наблюдение мира простейших показывает, что пищеварительная функция играет существенную роль во взаимных отношениях этих животных. Многие корненожки и инфузории живут в средах, населенных массами других одноклеточных организмов, между прочим, бактериями. Эти последние, размножаясь крайне быстро, служат пищей многим простейшим. Таким образом, различные амебы поглощают бацилл, которые подвергаются в их теле целому ряду изменений. Так, не меняя своих очертаний, они приобретают способность легко окрашиваться везувином — способность, не свойственную живым бациллам вне организма (фиг. 8). Совершенно подобные же изменения бацилл наблюдаются у сувоек (Vorticellae) и у других инфузорий, из чего очевидно, что они зависят от пищеварительного действия содержимого простейших. Это заключение вполне согласуется с наблюдениями Б. Гофера* над пищеварением амеб. Он доказал, что чем большим изменениям подверглась пища внутри корненожки, тем лучше она окрашивается анилиновыми красками.



Фиг. 8. Амеба, живущая среди бацилл, часть которых поглощена ею.

* Jen. Zeitschr., т. XXIV, 1889, стр. 109.

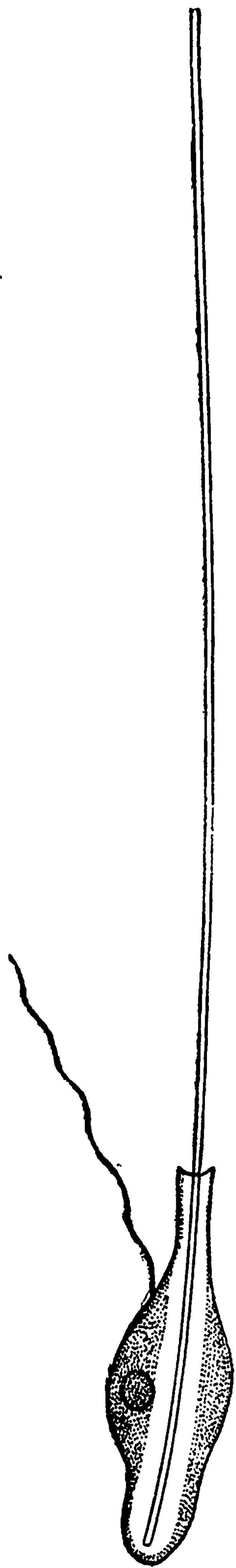
Часто приходится наблюдать, как жгутиковые монады поглощают нити Leptotrix, в несколько раз длиннее их самих (фиг. 9), и кончают тем, что заключают их в свои пищеварительные вакуоли (фиг. 10). Иногда можно проследить внутри инфузорий все изменения, происходящие с поглощенной бактерией.

Ле-Дантек* сделал подобное наблюдение в моей лаборатории над поглощением стентором серной бактерии Thiocystis.

Из приведенных фактов очевидно, что пищеварительное свойство протоплазмы простейших мешает распространению в них низших существ.

Эти последние только в исключительных случаях могут паразитировать в инфузориях и в корненожках.

Так как выше было уже упомянуто об одной из болезней корненожек, то я теперь прямо перейду к описанию эпидемии у инфузорий.

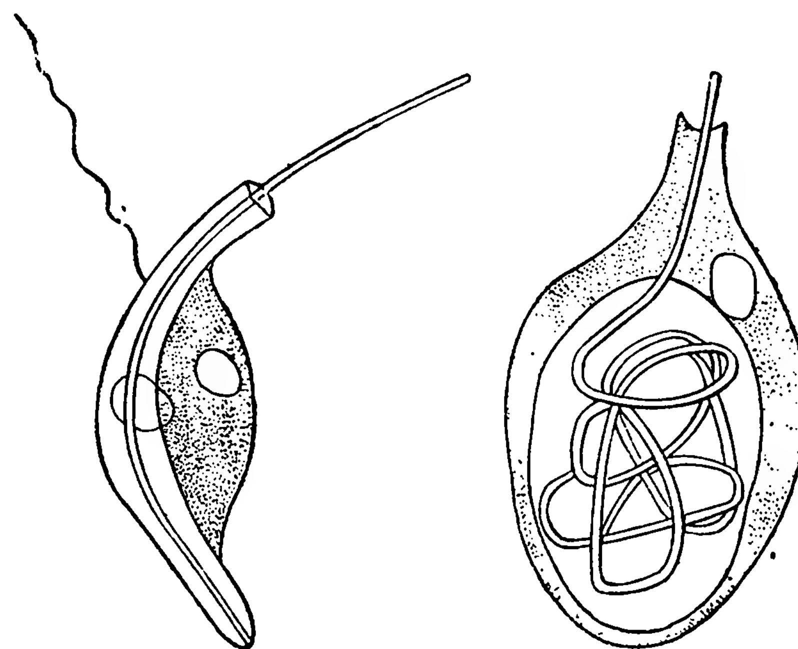


Фиг. 9. Монада, поглощающая нить лептотрикса.

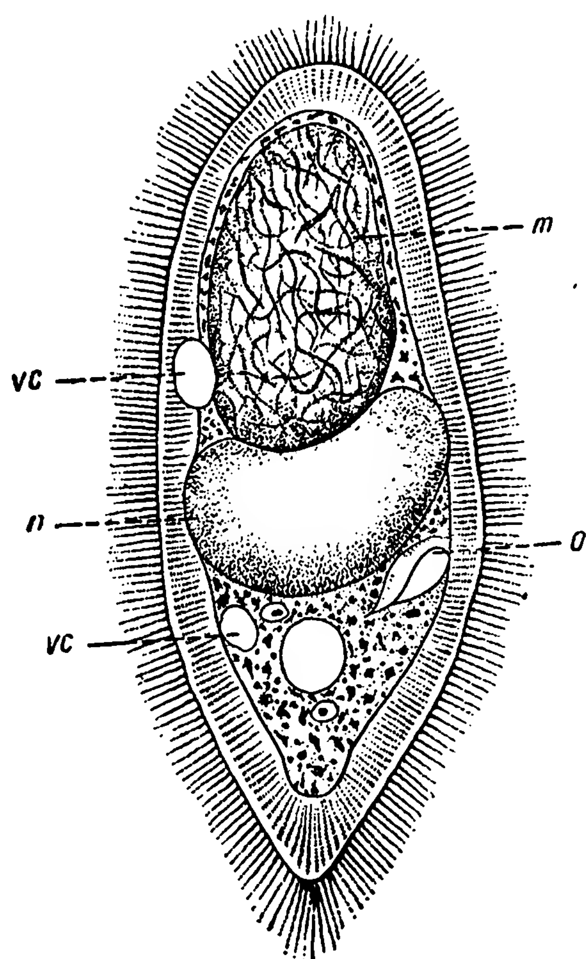
Давно уже было сделано наблюдение, что ядро некоторых видов инфузорий, а именно Paramaecium, заключает в себе очень тоненькие палочки. И. Мюллер, открывший их, думал, что это семенные тела. Другие исследователи, наблюдавшие их, Бальбиани и Бютчли, предположили, что эти палочки — паразитические бактерии. В действительности же эти организмы несомненно отличаются от бактерий и принадлежат к специальной группе, состоящей из нескольких видов. Два вида развиваются в ядре, совершенно выполняя его, а третий —

* Recherches sur la digestion intracellulaire, Lille, 1891, стр. 53.

исключительно в ядрышке. В своем вегетативном состоянии паразит этот является в виде удлиненных, веретенообразных клеток, размножающихся поперечным делением и дающих иногда почки. Достигнув зрелого состояния, паразиты превращаются в оригинальные споры, сходные по внешнему виду то с бациллами, то со спириллами* (фиг. 11).



Фиг. 10. Поглощение лептотрикса монадою.



Фиг. 11. Парамециум, ядрышко которого наполнено паразитами.

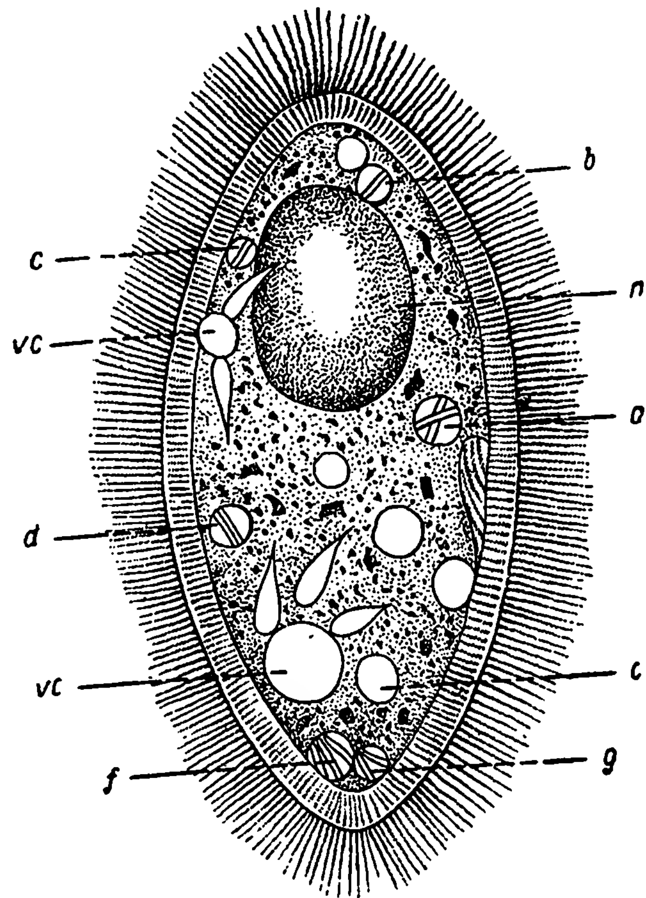
o — рот; *n* — ядро; *m* — большое ядрышко; *vc* — бьющийся пузырек.

Несмотря на обилие паразитов в таких существенных органах, как ядро и ядрышко, зараженные инфузории не теряют способности делиться; но часто они гибнут вследствие истощения. Во время процесса деления часть паразитов зараженного Paramaecium выпадает из ядра и проникает в протоплазму животного, откуда выбрасывается, как всякое проглоченное, но не переваренное тело. Избавляясь таким образом при всяком последующем делении от некоторого количества своих паразитов, Paramaecium, поставленный в исключительно хорошие условия, как это было сделано в опытах г. Хавкина, продолжает делиться, давая целый ряд все менее и менее зараженных поколений. Таким образом,

* См. работу г. Хавкина, сделанную в моей лаборатории и напечатанную в Annales de l'Inst. Pasteur, т. IV, 1890, стр. 1888. [182]

в конце концов может получиться полное выздоровление.

Г-ну Хавкину никогда не удавалось заразить Paramaecium спорами паразита. Он вводил инфузории в капиллярные трубки, заключающие эти споры. Будучи проглоченными и попав в пищеварительные вакуоли Paramaecium (фиг. 12, 13), они выбрасывались подобно экскрементам.



Фиг. 12. Парамециум, поглотивший споры паразита.

a, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* — споры, окруженные вакуолами; *n* — ядро; *vc* —бьющийся пузырек.

Очевидно, что спора может прорасти в организме Paramaecium только в случае, если ей удалось избегнуть пищеварительного действия протоплазмы или быть выброшенной из нее. Для прорастания она должна попасть прямо в ядро или ядрышко, лишенные этих функций.

Итак, мы видим на этом примере, так же как и из описанной болезни амеб, что микробу необходимо бороться против пищеварительных и выделительных функций протоплазмы.

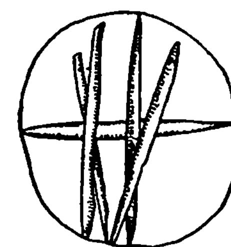
Наибольшее количество инфекционных болезней Protozoae несомненно вызывается паразитизмом сосущих инфузорий, или ацинет, о которых я уже упоминал в первой главе.

Несмотря на тонкость своей кутикулы, эти паразиты отлично противостоят пищеварительному действию протоплазмы даже таких инфузорий (как, например, Stylonichiae), которые отличаются своей хищностью и легкостью переваривания добычи.

Как было уже упомянуто выше, молодые ацинеты прикрепляются к поверхности тела других инфузорий и, помощью активных движений, проникают в их эндоплазму.

Попав в центральную часть инфузории, паразиты значительно вырастают и делятся, производя большое количестi о молодых особей, до 50 и более. Некоторые из последних высвобождаются и после известного периода времени, проведенного вне организма, проникают в другую инфузорию.

Чтобы иметь возможность удержаться в протоплазме инфузорий, ацинеты должны оказывать какое-нибудь парализирующее влияние на их пищеварительную деятельность.

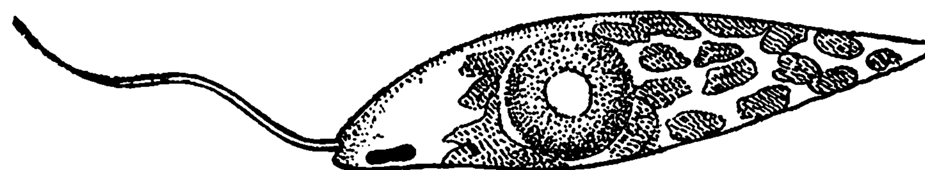


Фиг. 13. Очень увеличенная вакуола, заключающая споры.

Очень вероятно, что эти паразиты выделяют какое-нибудь ядовитое вещество: часто наблюдали, что различные инфузории были парализованы и умирали вследствие нападения свободных ацинет.*

Своим паразитизмом ацинеты вызывают дегенерацию ядра, которое распадается на круглые зерна. Часто, однако, болезнь, причиненная этими паразитами, не только не смертельна, но даже не мешает размножению инфузорий.

Для одноклеточных организмов гораздо опаснее инфекционные болезни, производимые низшими грибами из группы

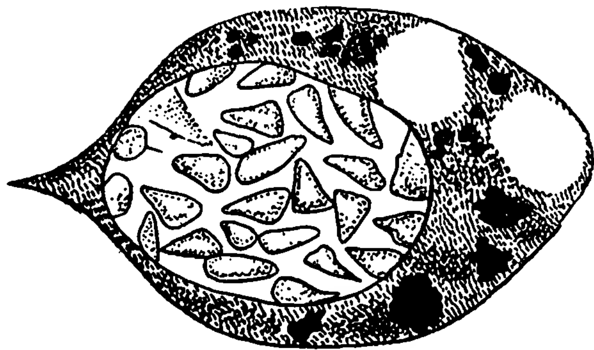


Фиг. 14. Зеленая евглена, заключающая хитридия.

Chitridiae. Впрочем, эти паразиты внедряются обыкновенно в простейших, питающихся не твердой пищей, а исключительно эндосмотически. На инфузорий же, способных к внутриклеточному пищеварению, они нападают только во время их покоящегося состояния — кисты, когда пищеварение прекращено.

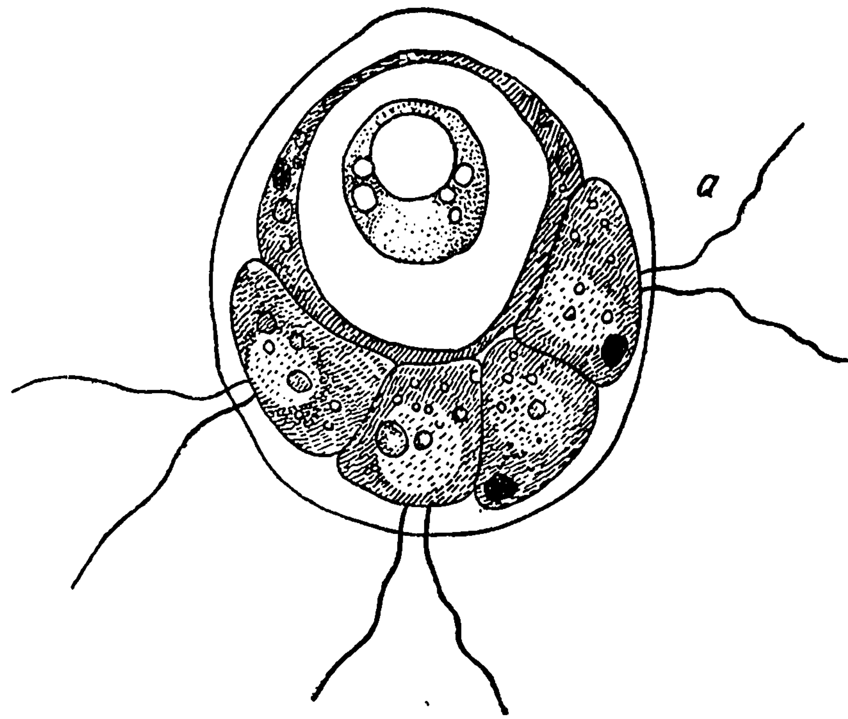
* См. Бютчли. Protozoae, в Bronn's Klassen'u. Ordnungen des Thierreichs, т. III, 1889, стр. 1823, 1842.

Внутриклеточные паразитические Chitridiae, проникнув в инфузорию, принимают вид круглой неподвижной клетки. В этом состоянии они питаются на счет содержимого инфузории, которая в конце концов умирает. Сами же они обращаются в зооспоры.



Фиг. 15. Евглена, наполненная зооспорами хитридия.

Возьмем для примера Chitridium, паразитирующего в зеленой евглене и открытого Клебсом.* Евглены водятся в стоячих водах. Между ними встречаются особи, с виду совершенно здоровые, но заключающие круглое тело, снабженное ядрами и очень тонкой оболочкой (фиг. 14). Это тело постепенно вырастает и делится на большое количество мелких клеток (фиг. 15), превращающихся в конические зооспоры. Они пробуравливают евглену и выходят в окружающую воду.



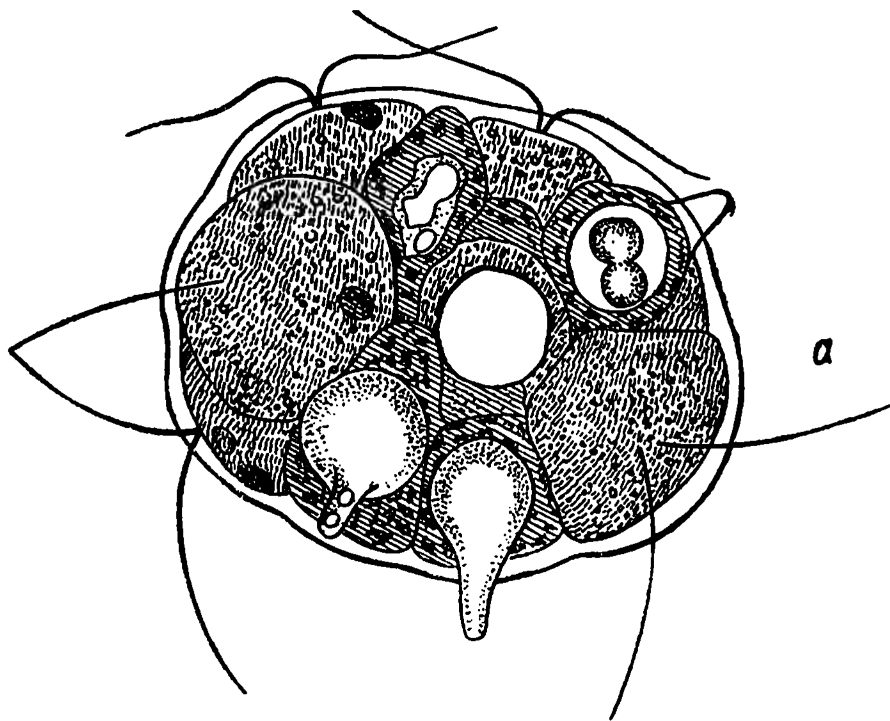
Фиг. 16. Пандорина, одна из клеток которой заражена ольпидиумом.

Во время развития паразита в самой евглене проявляются ясные признаки болезни: ее зеленые хроматофоры быстро резорбируются, и она принимает в высшей степени анемичный вид. Ее содержимое подвергается в то же время пигментному перерождению, выраженному в образовании отдельных бурых зерен, число которых все более и более увеличивается. Евглена обыкновенно погибает в то время, когда паразит достиг стадии зооспоры. Инфекция, производимая хитридием, наблюдается у

* Untersuchungen aus d. botan. Instit. in Tübingen, т. I, 1883. Также Хавкин. Annales des sciences naturelles. Zoologie, 1886, стр. 330, 336 и т. д.

евглены только в ее подвижном состоянии, так что, очевидно, киста, которой она окружена в покоящемся состоянии, служит ей защитой. Однако она оказывается недостаточной против нападения другого представителя хитридий, Polyphagus euglenae, который легко развивается в ней.

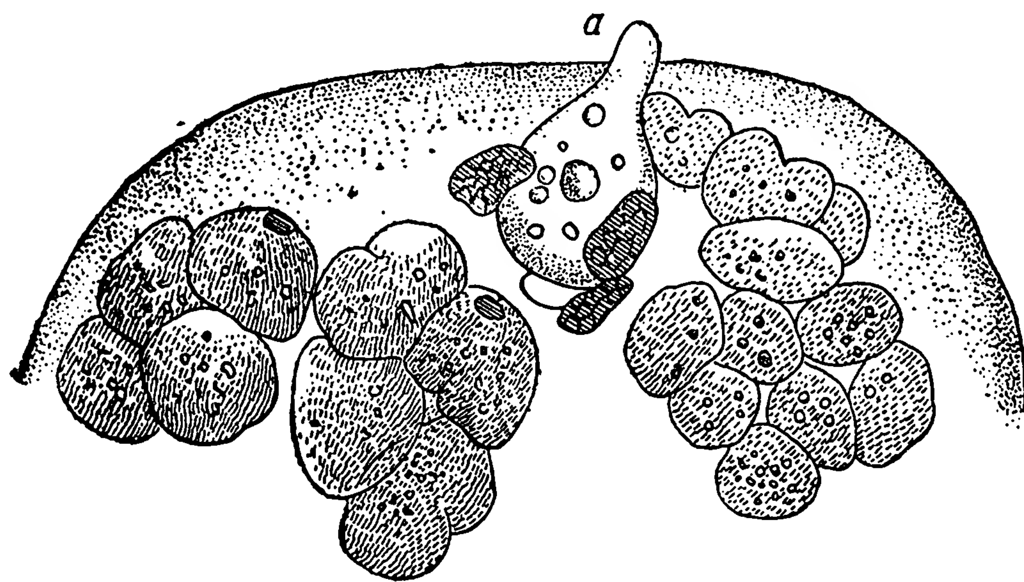
Колониальные жгутиковые точно так же подвергаются инфекции хитридий. Один из представителей Volvocineae — Pandorina morum — часто бывает заражена паразитом из рода Olpidium. Последний вызывает со стороны Pandorina выделение жидкости, скопляющейся в вакуоли (фиг. 16). Прозрачная маленькая паразитическая клетка растет на счет пандорины и наполняется жировыми зернами и вакуолами. Вскоре паразит образует конический отросток, пробуравливающий оболочку пандорины (фиг. 17, 18). Через этот отросток проходят зооспоры, развившиеся в паразите. В других случаях Olpidium не дает зооспор, а прямо закистируется, выделив толстую оболочку.



Фиг. 17. Другая пандорина с пятью зараженными клетками.

Зараженная клетка пандорины, претерпевая, как и евглена, пигментное перерождение, распадается и в конце концов всегда умирает. Что же касается других особей колонии, даже ближайших соседей погибшей клетки, то они остаются совершенно невредимыми: сохраняют полную подвижность, сократительность бьющихся пузырьков и продолжают совершенно нормально размножаться делением (фиг. 18). Таким образом, болезнь и смерть одной или даже большинства из шестнадцати членов колонии нисколько не отражается на особях, избегнувших паразита.

Этот очерк искусственных повреждений и инфекционных болезней одноклеточных организмов прежде всего обнаруживает недостаточность современных сведений по этому вопросу. Но он дает нам в то же время основание для оценки общего характера изложенных фактов. В явлениях, следующих за повреждением, нас всего более поражает способность полной регенерации. Мы видели, что отрезанный сегмент может через очень краткий срок, несколько часов или даже минут, вернуться к своему нормальному состоянию.



Фиг. 18. Зараженная часть пандорины; *a*—зооспорангий паразита.

Из фактов, изложенных в первой главе, можно смело вывести общее положение, что отношения между простейшими и инфицирующими организмами сводятся к активной борьбе. Паразиты часто не что иное, как хищники, которые вследствие своих малых размеров не могут прямо нападать на добычу, а внедряются в нее, питаясь на ее счет.

Эта тесная связь между паразитизмом и хищничеством проявляется не у одних ацинет, но и у других паразитичных инфузорий (Vampyrellae и др.).[183] При инфекции борьба усложняется и становится только менее непосредственной. Нападение паразита в этих случаях сводится к выделению ядовитых или растворяющих веществ; защищается же он, парализируя способность своей добычи переваривать и извергать. Последняя, в свою очередь, борется, стараясь переварить или извергнуть паразита, и защищается выделениями, которыми себя окружает.

Хотя все эти явления не входят в понятие борьбы за существование в строго дарвиновском смысле слова (т. е. в понятие о конкуренции между индивидуумами одного вида с целью пере-

живания и производства лучше приспособленного потомства), однако они сводятся к более или менее непосредственной борьбе между представителями различных групп организмов.

Важная роль в этой борьбе принадлежит внутриклеточному пищеварению, столь распространенному у корненожек и инфузорий, и присущему даже простейшим, питающимся осмотическим путем.[184]



ЛЕКЦИЯ ТРЕТЬЯ

Пласмодий.— Уколы стеклянной трубкой.— Прижигание нагретой палочкой.— Химические возбуждения.— Трофотропизм.— Химиотаксия.— Приучение пласмодия к различным веществам.— Роль отрицательной химиотаксии.— Отталкивание от бактерий.— Переваривание бактерий пласмодием.— Чувствительность пласмодия.— Неподвижные растения лишены настоящего внутриклеточного пищеварения.— Некроз и регенерация.— Опыты Вальденбурга.— Роль оболочки.— Исследования де-Бари относительно Peziza sclerotiorum.— Опухоли растений.

Перейдем к рассмотрению патологических явлений у многоклеточных организмов. Мы остановимся при этом сначала на очень важной группе, интересной главным образом простотой своего строения. Я имею в виду *миксомицетов*, соединяющих в себе животные и растительные признаки. Одна из стадий их развития — пласмодий — представляет наибольшую массу протоплазмы, существующую в природе.

Как известно, пласмодий есть не что иное, как амебовидное состояние миксомицетов, образованное скоплением большого количества зооспор в одну протоплазматическую массу со множеством ядер.

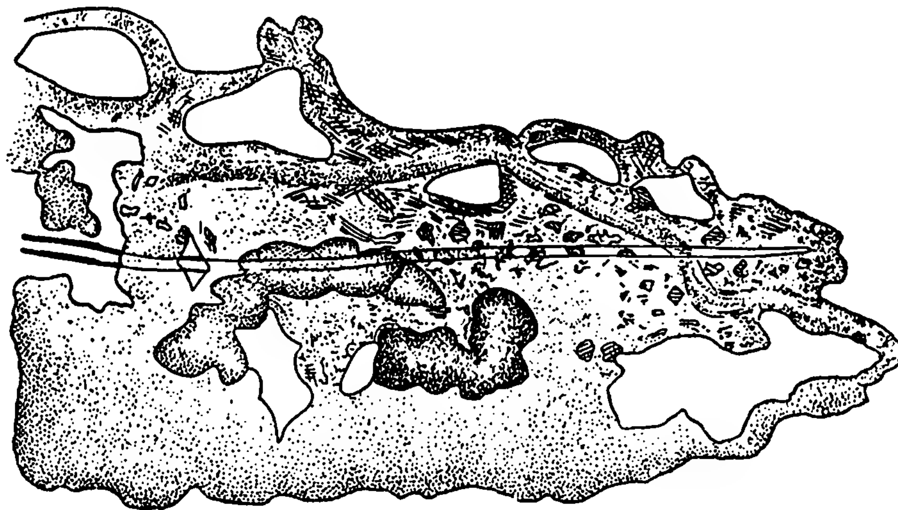
Разветвляясь в различные направления, пласмодий может передвигаться по сухим листьям, дереву и другим предметам, на которых он находится. Края его эктоплазмы двигаются амебовидно; в эндоплазме же наблюдаются быстрые течения, подобные потокам лавы.

Пласмодий легко поглощает твердые тела, находящиеся на его

пути. Он переваривает их с помощью пептического фермента и кислоты, выделяемой вокруг пищи.*

Все же остатки, так же как и непереваренные тела, выбрасываются им.

В определенный период своей жизни пласмодий дает спорангии. Они имеют всего чаще форму маленьких плодов, и содержимое их распадается на множество спор, снабженных твердой оболочкой.



Фиг. 19. Часть пласмодия, поглощающая стеклянную трубку.

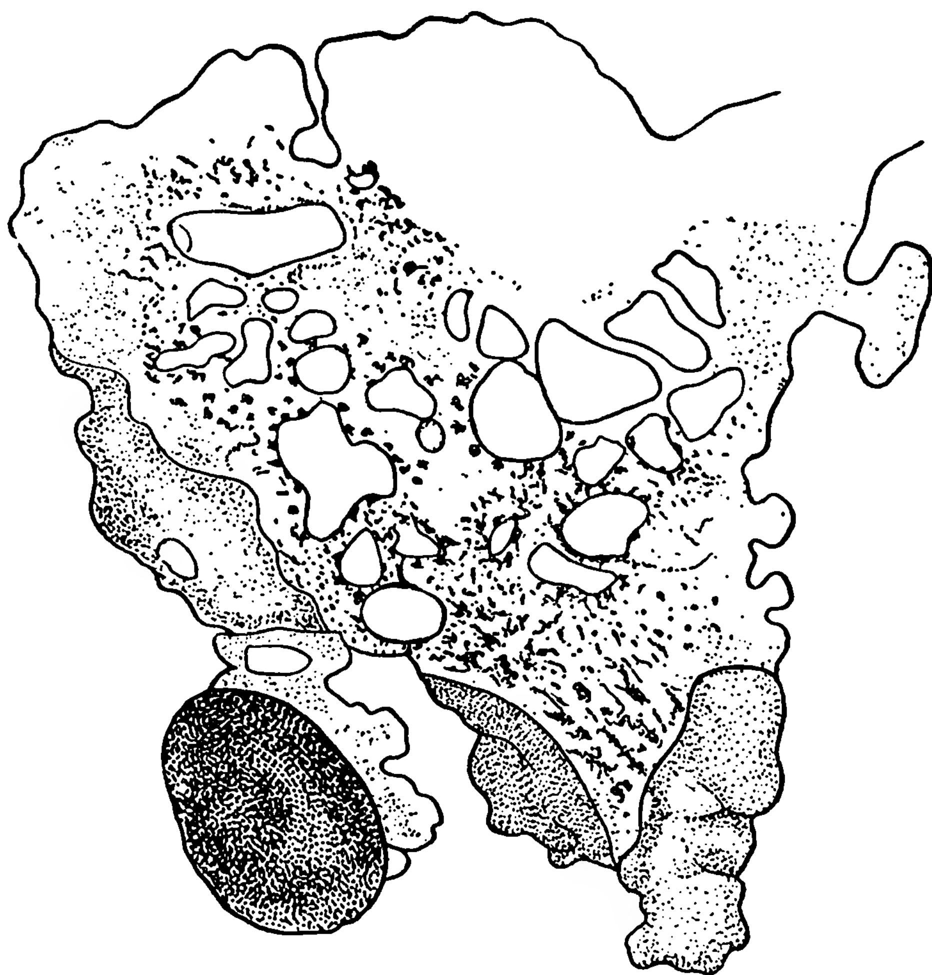
Пласмодий достигает иногда очень значительных размеров—иногда до фута и более в длину. Благодаря этому он представляет громадные преимущества для изучения протоплазмы вообще и ее патологических явлений в частности.

Начнем с исследования травматического влияния на пласмодий миксомицета Physarum. Введем в его протоплазму твердое тело, например, маленькую стеклянную трубку. Во время укола конец трубки разрывает пласмодий, часть которого вытекает в окружающую жидкость. Но бо́льшая масса протоплазмы остается совершенно невредимой и обволакивает трубку (фиг. 19), как всякое постороннее тело, годное для питания. Через более или менее короткое время пласмодий извергает ее, подобно всяким негодным остаткам.

Мы можем прибегнуть к другому средству для раздражения пласмодия. Возьмем для этого желтый Physarum, растянутый на предметном стекле, и прижжем центральную часть его

* Пептический фермент был открыт Крукенбергом: Untersuchungen aus d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg, т. II, 1878, стр. 273. Относительно кислоты пласмодия см. Annales de l'Inst. Pasteur, 1889, стр. 25.

раскаленной стеклянной палочкой. Мы произведем таким образом термическое раздражение вместо механического, как в первом случае. Тотчас после обжога центральная часть пласмодия отмирает. Вид ее резко отличается от окружающих периферических, живых частей. Последние сохраняют неподвижность и оставляют умерший участок нетронутым. Однако через несколько часов пласмодий выходит из этого пассивного состояния и, удаляясь, покидает омертвелую часть.



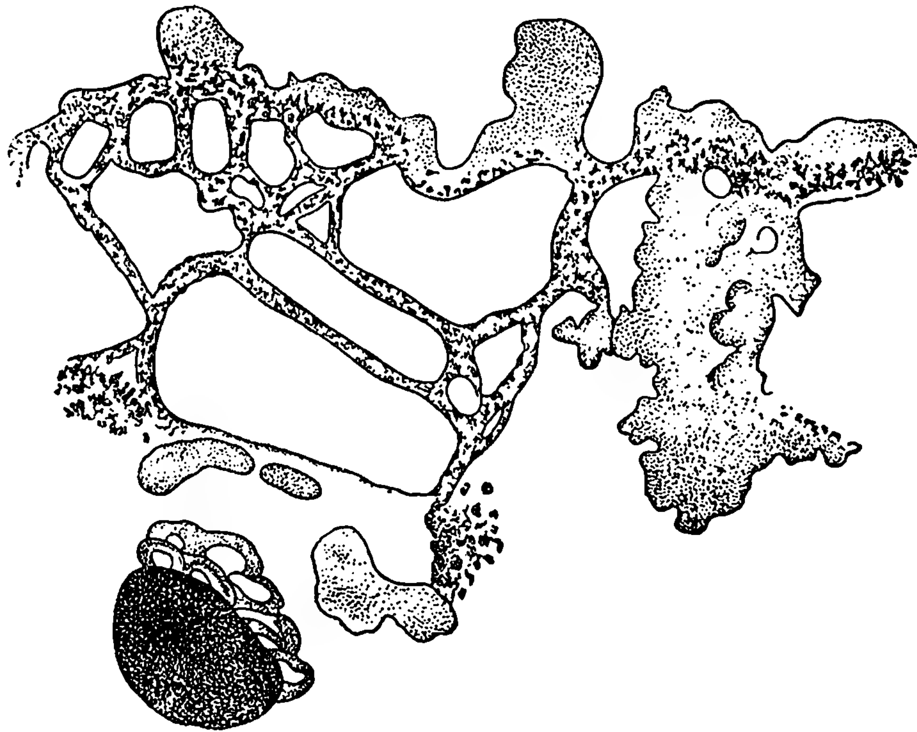
Фиг. 20. Пласмодий, прижженный ляписом.

Еще более резкое действие имеют химические возбудители. Положивши кусочек ляписа на край пласмодия Physarum, растянутого на предметном стекле, обмоем тотчас поврежденную часть 1% раствором поваренной соли (для осаждения излишка ляписа); тогда мы увидим, что прижженная часть отмерла и отделилась от остального пласмодия (фиг. 20). Реакция последнего выражается резким изменением направления его движений. Опыт был намеренно произведен в той части пласмодия, по направлению к которой шло течение эндоплазмы. Тотчас после прикосновения ляписа течение эндоплазмы приняло диаметрально противоположное направление (фиг. 21). Через час после начала опыта пласмодий уже удалился со своего первоначального места, оставив на нем омертвелый участок.

Общая черта двух последних опытов заключается в удалении пласмодия от части, поврежденной термическим или химическим раздражителем. Только в последнем случае удаление

происходит гораздо быстрее, что объясняется влиянием ляписа.

Итак, мы видим, что раздражители вызывают в пласмодии то явления, сходные с поглощением твердой пищи, то явления более или менее резко выраженного отталкивания. Желая вызвать реакцию, соответствующую воспалению у высших животных, мы натолкнулись на явления притяжения и отталкивания, столь распространенные в жизни пласмодиев и низших существ вообще.



Фиг. 21. Тот же пласмодий через 50 минут после стадии, изображенной на фиг. 20.

Уже в 1884 г. Сталь* открыл, что настой сухих листьев, служащий питательной средой для стольких миксомицет, притягивает пласмодии. Напротив, растворы солей, сахара и некоторых других веществ действуют обратно. Они отталкивают пласмодии, заставляя их удаляться на более или менее значительное расстояние.

Сталь, проводя аналогию между этими явлениями и питанием, случаи притяжения называет положительным, а отталкивания — отрицательным *трофотропизмом*. С другой стороны, Пфеффер** доказал, что женские половые органы некоторых споровых (папоротников, мхов и селагинель) притягивают семенные тела. Так как цель этого притяжения не есть питание, то он обозначил все проявления чувствительности к химическим агентам общим именем *химиотаксии* (положительной или отрицательной). Это название стало вскоре общепринятым.[185]

* Botanische Zeitung, 1884, № 10—12.

** Untersuchungen aus d. Botan. Inst. Tübingen, т. I, стр. 363.

Мы видели, что эти явления чувствительности играют несомненную роль в патологических процессах. Поэтому следует несколько ближе познакомиться с ними.

Химиотаксические свойства присущи не только миксомицетам и семенным телам упомянутых споровых. Они встречаются также у бактерий, у жгутиковых инфузорий, у Volvocineae* и у зооспор грибов, например, Saprolegniae.** Такое распространение этого явления доказывает общность его характера. Несомненно, что положительная химиотаксия руководит организмами в поисках питательных веществ; она же направляет их к полезным в других отношениях телам, как, например, в случаях притяжения семенных тел яйцевой клеткой.

Отрицательная химиотаксия служит, наоборот, средством защиты от вредных влияний. Это правило, верное вообще, может не быть применимо к каждому частному случаю. Так, Пфеффер*** наблюдал смерть спирилл и Bodo, вызванную их проникновением в слишком насыщенный раствор сахара или глицерина, к которым были примешаны притягательные вещества.

Аналогия этих явлений с чувствительностью человека и высших животных кидается в глаза. Она подтверждается, между прочим, тем, что закон Вебера, установленный для чувствительности человека, распространяется и на химиотаксию низших существ.

Так, для того чтобы бактерия (Bacterium termo) или семенное тело папоротника**** заметили разницу в составе данной среды, надо, чтобы она изменилась в определенной пропорции. Например, для того чтобы Bacterium termo, находящийся в определенном пептонном растворе, направился в более

* Там же, т. II, 1888, стр. 582.

** Botanische Zeitung, 1890, № 7—11.

*** Untersuchungen aus d. Botan. Inst. Tübingen, т. II, стр. 627.

**** Организмы, над которыми Пфеффер сделал свои замечательные наблюдения.

насыщенный, надо, чтобы концентрация последнего была в пять раз сильнее первого. Пфеффер, установивший эти отношения, применил к химиотаксии одноклеточных закон, управляющий чувствительностью человека. Закон этот заключается в том, что возбуждение растет в геометрической, чувствительность же в арифметической прогрессии. Реакция, следовательно, пропорциональна логарифму возбуждения.

Однако, несмотря на применимость этого закона как к химиотаксии одноклеточных, так и к чувствительности человека, разница между этими явлениями очень велика в количественном отношении.

Так, человек чувствует изменение веса на $^1/_3$, температуры на $^1/_{30}$, света на $^1/_{100}$. Семенные же тела папоротника замечают изменение концентрации среды только если она увеличилась в 29 раз, а Bacterium termo — в 4 раза (Пфеффер, l. с., II, стр. 637).

Чтобы составить себе понятие о химиотаксической чувствительности пласмодия (Dydimium farinaceum), я поместил несколько образчиков его в растворы солянокислого хинина различной концентрации; 0,1; 0,01; 0,05; 0,005 и 0,0005%. Оказалось, что пласмодии не только приближались, но и погружали свои отростки в два последних, более слабых раствора.

Напротив, три первых, более сильных раствора вызывали в них явственную отрицательную химиотаксию (табл. II, фиг. 3—6). Следовательно, пласмодий чувствителен к изменению концентрации хинного раствора от 0,05 до 0,005%.

Очень важным свойством как пласмодия, так и других низших организмов является постепенное их приучение к таким растворам, которые не переносились ими вначале.

Сталь первый сделал наблюдение, что пласмодий Fuligo сначала избегает 2% раствора поваренной соли. Но, за недостатком пресной воды, он постепенно приспособляется к соленой и погружает в нее свои отростки. Это служит нам примером того, что под влиянием неуловимых изменений, происшедших

в протоплазме, отрицательная химиотаксия может обратиться в положительную.

Так как это явление имеет громадное общее значение, то я постарался воочию убедиться в нем.

Для этого я поместил пласмодий Physarum, растянутый на предметном стекле, в сосуде с 0,5% раствором хлористого натрия. Пласмодий тотчас же обнаружил отрицательную химиотаксию и удалился от поверхности жидкости. Тогда я перенес его в 0,25% раствор той же соли. Сначала он удалился, но через несколько часов приблизился к этой жидкости и погрузил в нее свой край. Ввиду такого приспособления, я вновь перенес пласмодий в 0,5% соляной раствор. Сначала он удалился, но приблизительно через 12 часов спустился к поверхности жидкости, не погружая, однако, в нее своих отростков.

Итак, отрицательная химиотаксия служит для пласмодия средством избежания вредных влияний. Мы видели, что он удаляется от прижигающих его тел, как ляпис, и даже собственных омертвелых частей, как в случае обжога раскаленной стеклянной палочкой. Это же свойство, по всей вероятности, предохраняет пласмодий от нападения других организмов, а именно от патогенных микробов.

Сталь утверждает, что у пласмодиев никогда не бывает паразитов. Он объясняет этот факт как подвижностью пласмодиев, так и способностью их отбрасывать инородные тела. Способность эта связана у них с внутриклеточным пищеварением. Хотя никогда еще не удавалось непосредственно наблюдать выбрасывания пласмодием паразитических организмов, тем не менее предположение это не имеет ничего невероятного. Так, Пфеффер* видел, как пласмодий Chondrioderma выбрасывает живых Pandorinae и Diatomeae. Предположение Сталя подтверждается еще тем, что *парамециум* несомненно выбрасывает паразитические споры.

---

* Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandlungen d. mathem.-physikalischen Classe der K. Sächs. Gessellsch. d. Wiss., т. XVI, 1890, стр. 161.

Для выяснения значения подвижности пласмодия я сделал следующий опыт. Пласмодий Physarum был помещен на предметное стекло в равном расстоянии от двух сосудов. Один из них был наполнен старым настоем из сухих листьев с бактериями и другими простейшими. Другой же заключал тот же раствор, но только предварительно несколько раз профильтрованный.

Края пласмодия были соединены с содержимым каждого сосуда посредством полосок из промокательной бумаги. Очень скоро пласмодий направился на бумажную полоску, пропитанную фильтрованной жидкостью.

Точно такие же результаты дал другой, несколько видоизмененный опыт. Из этого видно, что пласмодий предпочитает растворы, очищенные от микробов.

Чтобы выяснить степень этого предпочтения, я повторил тот же опыт, заменив только фильтрованную жидкость свежим, следовательно бесцветным, настоем сухих листьев в холодной воде. На этот раз пласмодий направился к старому настою, несмотря на присутствие в нем микробов.

Следовательно, отталкивание его от низших организмов имеет свои пределы. Это вполне согласуется с фактом, что миксомицеты в амебоидном состоянии поглощают микробов. Савиль Кент наблюдал амебоидные зооспоры Physarum tussilaginis, наполненные бактериями. Затем Листер* сделал очень интересные наблюдения над поглощением бактерий зооспорами различных миксомицетов. Бактерии захватываются псевдоподиями, втягиваются в плазму и препровождаются в пищеварительные вакуоли. Здесь они становятся все менее и менее явственными, точно растворяются. Наблюдали, как зооспора Chondrioderma difforme вполне переварила в течение $1^1/_2$ часов двух больших бактерий.

Пищеварительная и выделительная функции пласмодия, связанные с отрицательной химиотаксией, могут быть очень

* Journ. of the Linnean Society, т. XXV, Ботаника, 1890, стр. 435.

полезны в реакции против различных вредных раздражителей.

Но пласмодии, так же как и многие другие низшие организмы, одарены чувствительностью, помимо химиотаксической. Например, они избегают солнечного света и сильно притягиваются сыростью. Они обнаруживают, следовательно, род гидротропизма. Перед плодоношением этот положительный гидротропизм обращается в отрицательный, и пласмодий ищет сухих мест (Сталь). Кроме того, он обладает осязательной чувствительностью.

Мы видели, что пласмодии избегают вредных влияний передвижением или же избавляются от них путем выделения и пищеварения. Что же касается многоклеточных растений, не одаренных ни подвижностью, ни способностью переваривать и выделять инородные тела, то они должны другим путем реагировать против вредных влияний.

Пласмодий реагирует против введенной в него занозы точно так же, как и против всякого поглощенного им непереваримого тела, т. е. выбрасывает ее. Но та же заноза, введенная в ткань высшего растения, неизбежно производит смертельное повреждение затронутой клетки. Потеря вещества, происшедшая вследствие этого, восстановляется быстрым размножением соседних клеток. Они образуют то древесную ткань, то настоящий рубец из различных тканей.* В обоих случаях мы имеем дело с активным новообразованием клеток на поврежденном месте. Вальденбург** изучал эти явления с точки зрения их аналогии с воспалением у высших животных. Он находит сходство между характеристическими признаками рассматриваемых процессов.

«Воспаление, — говорит он, — встречается, следовательно, и у растений. Но под словом «воспаление» надо понимать только

* V. Frank. Die Krankheiten der Pflanzen, Breslau, 1880, стр. 1—95.

** Archiv für pathol. Anat. u. Physiol. Virchow's Archiv, т. XXVI, 1863, стр. 145 и 322, табл. V.

повреждение и вызванную им опухоль, без вмешательства сосудов и нервов».

Воспаление, с этой точки зрения, есть исключительно раздражение тканей (опухоль, разрастание), сопровождаемое приливом крови (стр. 344).

Часто приводят процесс восстановления у растений в подтверждение теории «притяжения» при воспалении. Особенно же часто приводят его в пользу теории Вирхова об усиленной деятельности питания и размножения воспаленных тканей. Но, к несчастию, при этом совершенно игнорируют промежуточные формы между растениями и высшими животными. Вследствие этого и были упущены явления, именно наиболее характерные для воспаления.

Новые клетки, развившиеся на поврежденных частях растения, часто выделяют оболочку еще более толстую и плотную, чем первоначальная. Оболочка есть настоящий орган защиты растения. Мы это видим из примера евглены (приведенного в предыдущей главе), для которой нападение хитридия опасно только в подвижном состоянии; в покоящемся же киста служит ей защитой. Растительная оболочка слишком упорна для многих микробов, особенно для тех, которые не в состоянии активно проникнуть внутрь клетки. Этим, вероятно, объясняется редкость бактериальных инфекций у растений. Последние, напротив, очень часто подвержены нападению грибов, обладающих значительной силой прорастания. Кроме того, некоторые из них выделяют фермент, растворяющий клетчатку растительной оболочки. Войдя внутрь клетки, паразитический гриб беспрепятственно поглощает ее содержимое. Зараженные клетки погибают, другие же, оставшиеся живыми, усиленно размножаются. Это приводит к гипертрофии частей и иногда даже целого заболевшего организма (например, у Euphorbia cyparissias под влиянием эцидия Uromyces pisi). Часто паразит вызывает образование специальных опухолей, или чернильных орешков, развивающихся под влиянием грибов точно так же, как и от действия животных организмов. Как при заживлении ран,

так и при инфекции* у растений наступают восстановительные явления вследствие усиленного размножения клеток, не поврежденных непосредственно, не представляя процессов, сходных с воспалительными. Чтобы познакомиться с этими последними, надо перейти к обзору представителей животного царства.[186]

---

* Лучше всего изученный пример инфекции у растений представляет Peziza sclerotiorum, о которой де-Бари сделал классическую работу (Botan. Zeit., 1886). Гриб этот растет на поверхности растения и пускает нити, с помощью которых проникает внутрь его (Peziza scl. заражает многие растения). В начале своей паразитической жизни нити гриба выделяют щавелевую кислоту и фермент, растворяющий клетчатку.

Паразит питается на счет сока клеток, убитых его выделениями, и проникает своим мицелием в промежутки между клетками, только в редких случаях входя внутрь их. Де-Бари наблюдал, что Peziza легко проникает в молодые растения, но встречает непобедимые препятствия для проникновения внутрь более взрослых. Очень вероятно, что иммунитет этих последних происходит вследствие невозможности для гриба растворить клетчатку старых клеток. Контрольные опыты показали, что, действительно, выделения грибов легко переваривали оболочки молодых клеток и оставляли их неизменными у более взрослых клеток тех же растений. Очевидно, что сопротивление растительной клетки основано главным образом на свойствах ее оболочки. Для произведения инфекции паразит должен прежде всего пробуравить или растворить последнюю [т. е. оболочку].



ЛЕКЦИЯ ЧЕТВЕРТАЯ

Переход одноклеточных к многоклеточным.— Беглый очерк теории Phagocytella.— Protospongia.— Губки; их организация.— Три зародышевых пласта.— Питание губок.— Внутриклеточное пищеварение.— Искусственное деление.— Введение острых тел.—Утилизация посторонних тел для скелета.— Судьба организмов, проникших в тело губок.— Роль эктодермы в защите.— Сравнение с миксомицетами.— Сравнение с воспалением позвоночных

Переходя к животному царству, мы должны прежде всего отметить тот факт, что, к сожалению, до сих пор не знают, каким образом многоклеточные животные произошли из простейших. Пропасть, лежащая между наиболее совершенными представителями этих последних и наиболее низшими многоклеточными, слишком велика и может быть пополнена только гипотезами, основанными на эмбриологическом изучении различных животных. Оставляя в стороне некоторые группы паразитов, утративших многие из своих первоначальных признаков (Dycyemidae, Ortonectidae), обратимся к простейшим многоклеточным, как, например, губки. Они состоят уже из целой суммы органов, образованных тремя пластами — эктодермой, мезодермой и энтодермой. Чтобы получить понятие об еще более простом состоянии животных, надо обратиться к зародышам губок и других низших животных, как, например, медуз и их родичей. Здесь можно легко найти стадии, состоящие из двух зародышевых пластов. Один из них представляет наружную оболочку личинки, тогда как другой образует группу внутренних клеток, предста-

вляющих различные особенности. Эти клетки то образуют плотное скопление, род паренхимы, составленной из амебовидных элементов, то они равномерно расположены в один эпителиальный слой, выстилающий пищеварительную полость. Много спорили о том, которая из этих двух форм должна быть рассматриваема как первичная. Я думаю, что отсутствие пищеварительной полости, неправильная форма клеток и целый ряд других доказательств из сравнительной эмбриологии многих низших животных (о которых я не могу говорить в этом патологическом очерке) позволяют рассматривать паренхиматическую стадию как простейшую. Этой стадии я дал название phagocytella,* вследствие способности клеток нижнего слоя захватывать различные твердые тела и особенно вследствие того, что этот слой производит пищеварительные клетки готового организма. Сначала он производит энтодерму, выстилающую пищеварительный канал с его придатками, а затем всю мезодерму или только ее часть, в которой также заключается большое число пищеварительных клеток, или *фагоцитов*.

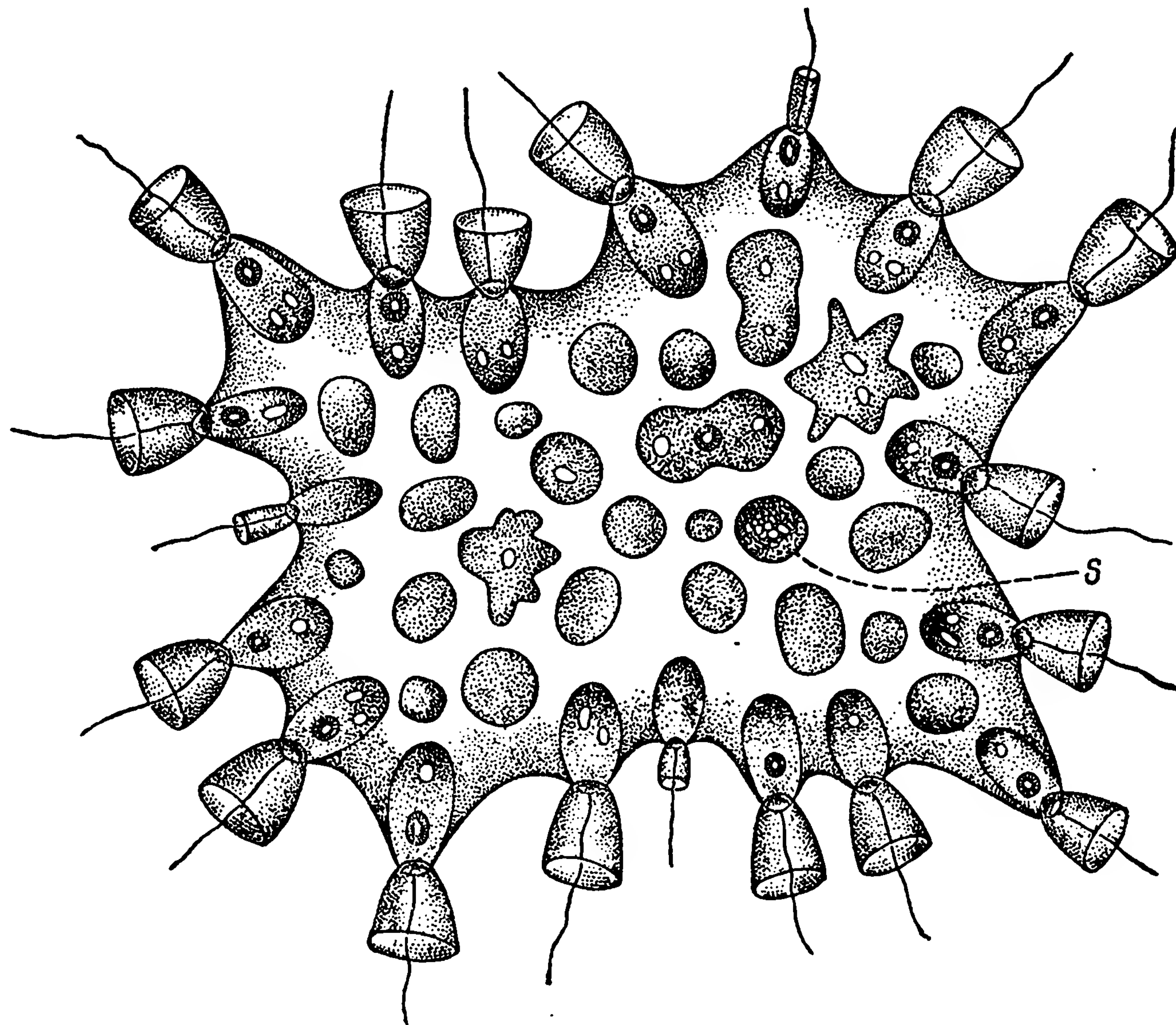
Стадия phagocytella может легко превратиться в стадию *гаструла*,** состоящую из двух эпителиальных слоев, из которых один представляет стенку первоначального пищеварительного канала, открывающегося особым отверстием, или бластопором. Эта гаструла объясняет много различных стадий других многоклеточных.

Организм этих последних в своей наиболее примитивной форме, именно в виде phagocytella, представляет аналогию с некоторыми колониальными формами простейших, у которых колонии составлены из двух различных видов клеток: жгутиковые индивидуумы, образующие род наружного слоя (фиг. 22), и амебовидные — внутреннюю часть колонии. Первые соответствуют эктодерме, составленной частью из жгутиковых клеток; вторые представляют как бы внутреннюю паренхиму, состоя-

* См. изложение теории phagocytella в Embryologische Studien an Medusen, Wien, 1886.[187]

** См. теорию Gastrea: Haeckel. Gastrea-Theorie, Jena, 1874.

щую из амебовидных и в то же время фагоцитных клеток. В этих инфузориях, названных Protospongia (это название дано Савилем Кентом,* который их открыл), два слоя не представляются еще ясно разграниченными, так как составляющие их индивидуумы легко могут превращаться друг в друга.[188]



Фиг. 22. Protospongia Haeckeli (по Савиль Кенту).

Таким образом, является возможность воспроизвести связь между простейшими и многоклеточными животными через жгутиковых колониальных инфузорий, с одной стороны, и посредством организмов, похожих на phagocytella, — с другой.

Я бы никогда не остановился на этих гипотезах в курсе сравнительной патологии воспаления, если бы изложение их не представляло нам случая познакомиться с общим значением амебовидных клеток, способных захватывать твердые тела. Найдя их в различных классах простейших, мы вновь

* The Manual of infusoria, 1880—1882.

встречаемся с ними в самых низших формах многоклеточных. Участие амебовидных клеток в воспалении позвоночных есть общепризнанный факт громадной важности.

Начиная с самых низших Metazoa, мы будем иметь дело с этими клетками. Губки имеют настолько мало развитую организацию, что долгое время на них смотрели, как на колонии простейших, составленные, подобно Protospongia, из жгутиковых амебовидных индивидуумов. Только позднее установили известное родство губок с полипами и с другими близким им формами (Coelenterata). С тех пор вполне убедились, что губки состоят из трех характерных слоев. Поверхностный слой, или эктодерма, покрывает все тело плоскими эпителиальными клетками. Они разграничены между собой контурами, которые становятся очень заметными после действия на них азотнокислым серебром. Сами клетки заметно сократимы; это особенно легко наблюдается на свободных краях молодых индивидуумов, где можно заметить амебовидные удлинения эктодермических элементов.

Сократительность клеток, конечно, играет роль в замечательном явлении открывания многочисленных пор, разбросанных на поверхности всей губки между каждыми двумя или несколькими плоскими клетками. Эти поры открываются, чтобы впустить струю воды и мельчайшие тела, которые находятся в ней во взвешенном состоянии.

Жидкость проникает сначала в систему вводящих каналов, также выстланных плоским эпителием, происхождение которого еще точно не определено. Затем она проходит в каналы или в расширения, называемые «мерцательными корзинками». Последние покрыты цилиндрическим эпителием, клетки которого снабжены одним большим жгутиком. Эти клетки, обнаруживающие поразительное сходство с многими жгутиковыми инфузориями, принадлежат эктодерме и представляют настоящих агоцитов. Большое количество маленьких зернышек, принесенных потоком, привлекается этими эктодермическими клетками и поглощается ими.[189]

Но, кроме жгутиковых фагоцитов эктодермического происхождения, в губках есть еще и другие, являющиеся в форме подвижных клеток. Они представляют настоящих маленьких амеб, расположенных между эктодермой и цилиндрическим эпителием, и принадлежат к мезодерме. Хотя еще недостаточно известен способ, посредством которого посторонние тела, находясь внутри губки, проникают в мезодерму, однако уже доказано, что эти тела в большом количестве поглощаются самими мезодермическими клетками. Если прибавить к воде, в которой живут губки, какое-нибудь красящее вещество, например, кармин, индиго или сепию, то скоро можно заметить, что зерна краски поглощаются эктодермическими клетками, а также и амебовидными фагоцитами мезодермы.

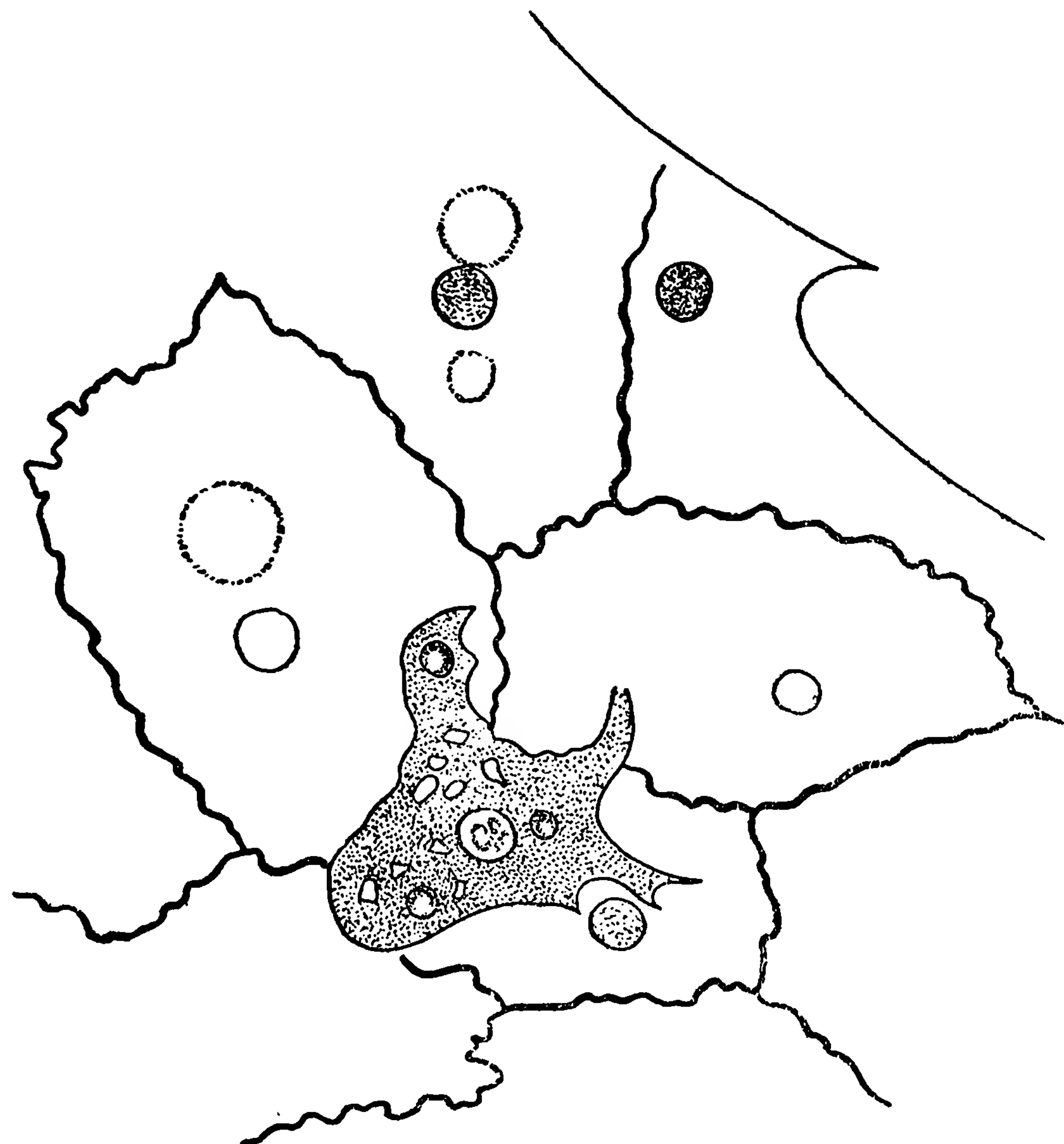
У некоторых видов губок (например, у многих известковых) мезодермические клетки немногочисленны и играют второстепенную роль в захватывании посторонних тел; у других (особенно у кремневых) мезодерма преобладает, и ее фагоциты поглощают большое количество введенных тел. Есть некоторые губки, как например, Siphonochalina coriacea, у которых исключительно мезодермические клетки захватывают посторонние тела. Цилиндрические же клетки эктодермы служат только для поддержания постоянного протекания жидкости через организм губки.[190]

Фагоциты обоих слоев могут выбрасывать нерастворимые вещества. Эти последние скопляются в больших выводящих каналах и выталкиваются наружу помощью крупных отверстий в форме кратеров. Стенки их, по наблюдению некоторых авторов, снабжены мускульными волокнами.[191]

Факт, интересующий нас более всего, состоит в том, что мезодермические фагоциты способны не только захватывать посторонние тела и выбрасывать их нерастворимые остатки, но также могут и переваривать различные вещества, приходящие к ним из окружающей среды. Либеркюн* уже давно

* Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., 1857, стр. 385.

наблюдал переваривание инфузорий, проникших в амебовидные клетки пресноводных губок. Он проводил аналогию этого явления с перевариванием инфузорий протоплазмой корненожек и других простейших. Этот факт был подтвержден и другими наблюдателями. Я сам мог констатировать* растворение Oxy-

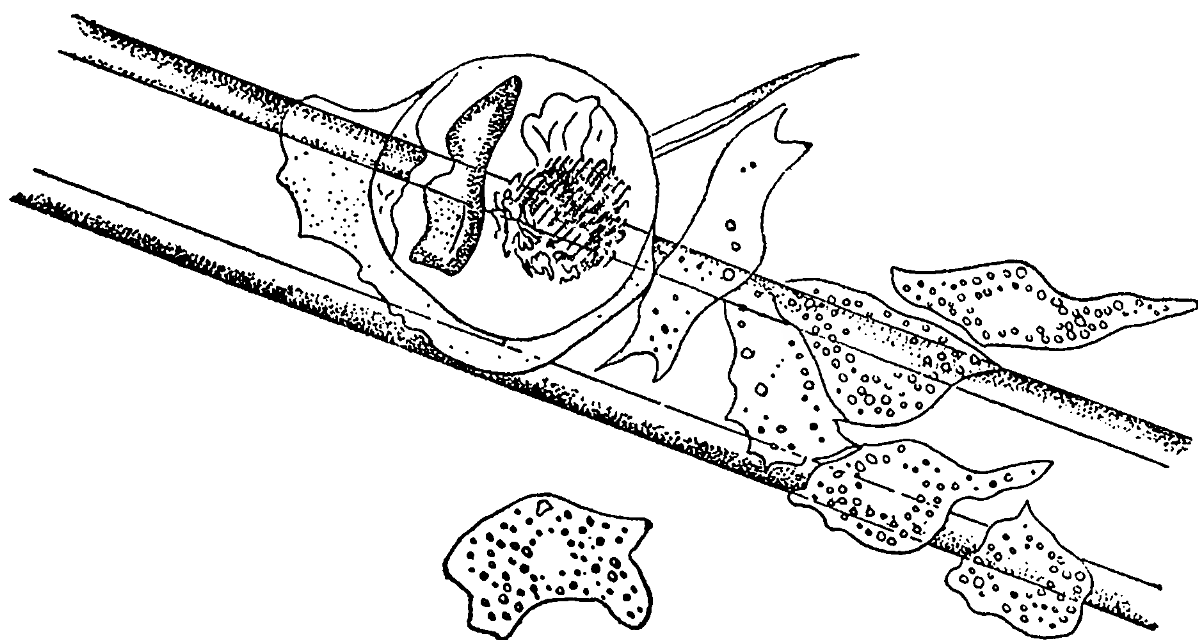


Фиг. 23. Мезодермический фагоцит молодой Spongilla, окруженный несколькими эктодермическими клетками.

tricha, Glaucoma и Actinophrys среди мезодермических фагоцитов молодых Spongillae. Посторонние тела, проглоченные этими простейшими, были затем также захвачены мезодермическими фагоцитами. Евглены, увлеченные потоком в тело Spongillae, таким же образом окружаются фагоцитами мезодермы. Протоплазма этих захваченных жгутиковых переваривается; парамиловые же и хлорофильные зерна остаются нетронутыми неопределенно долгое время.

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XXXII, 1879, стр. 371.

Мезодермические клетки молодых Spongillae, происшедших из геммулы, захватывают посторонние тела даже в то время, когда эктодерма еще совсем не образовалась. Молодая губка состоит тогда только из слоя плоских эктодермических клеток и неправильной массы клеток мезодермы. Многие из последних скоро начинают выделять иглы скелета. Зерна кармина, плавающие в воде, где живут губки, проникают внутрь этих последних и захватываются амебовидными фагоцитами мезодермы.



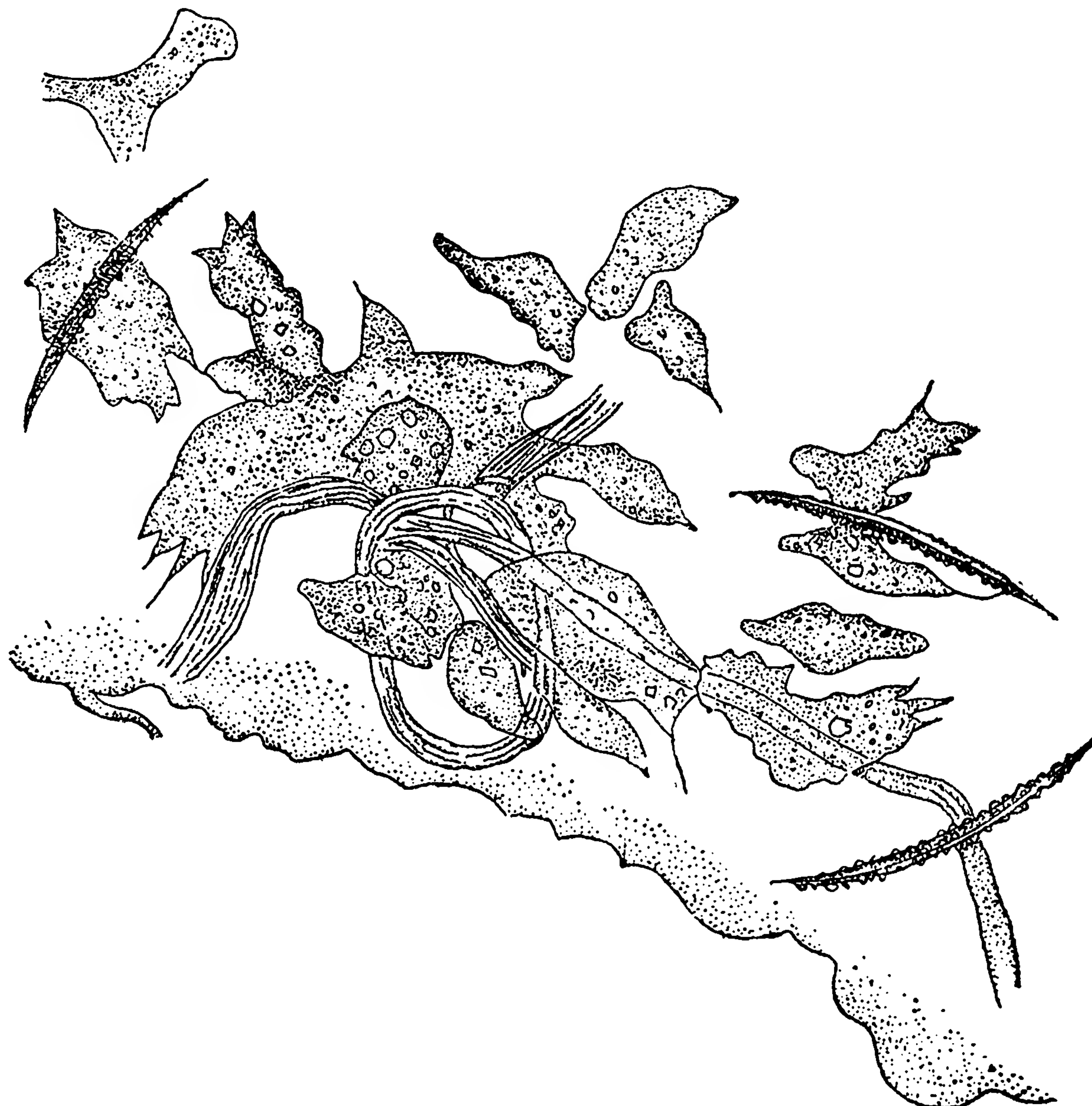
Фиг. 24. Стеклянная трубка, окруженная мезодермическими фагоцитами Spongilla.

При проникновении кармина во внутренность губок не замечается никакого видимого повреждения их стенок (фиг. 23).

Так как важная роль амебовидных клеток мезодермы у губок при захватывании и переваривании посторонних тел не может быть оспариваема, то я постарался вникнуть в условия, при которых совершаются эти явления. На основании того, что многие простейшие и миксомицеты представляют собой пример внутриклеточного пищеварения, выделяя при этом вокруг захваченных тел некоторое количество кислоты, я впускал в воду, где жили молодые губки, зерна синего лакмуса. Эти последние очень скоро захватывались губками и особенно фагоцитами мезодермы. Но, несмотря на долгое пребывание в этих клетках, лакмус не изменял своего цвета. Это доказывает, что пищеварение губок не совершается в кислой среде. Факт этот вполне

согласуется с открытием Крукенберга,* нашедшего трипсический фермент в глицериновой вытяжке многих губок.

Легко наблюдать то, что происходит в организме губки, когда в нее вводят какое-нибудь острое тело, например, тоненькую стеклянную трубочку или иглу асбеста. Предмет проникает



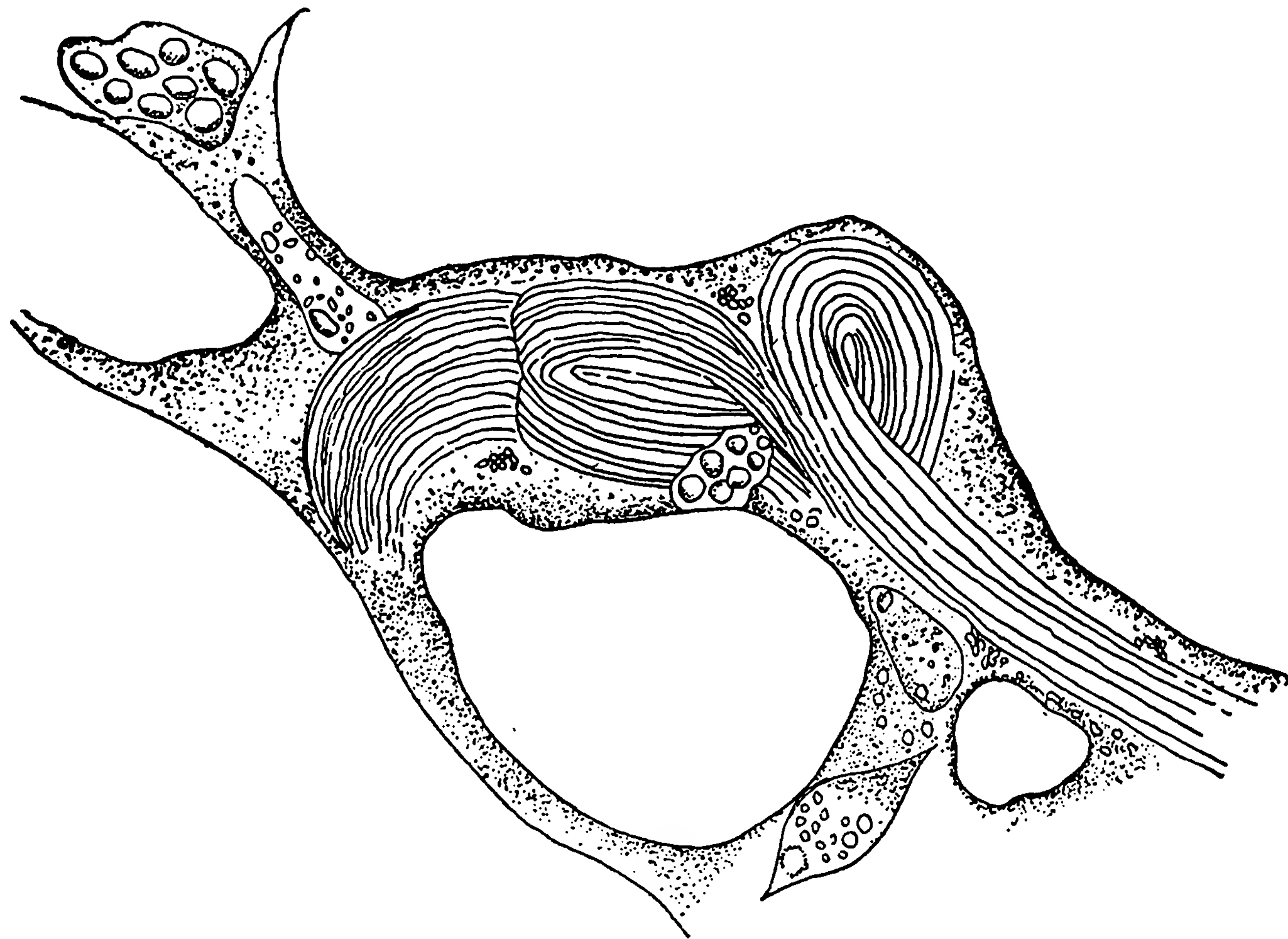
Фиг. 25. Растительная нить, окруженная фагоцитами Spongilla.

в мезодермическую массу, где и находится в соседстве с амебовидными клетками. Эти клетки окружают его вполне или только отчасти, реагируя, как будто бы это постороннее тело представляло собой питательную массу, но бо́льших размеров, чем обыкновенно. Иногда клетки вовсе или почти совсем не собираются вокруг введенного тела. Это показывает, что оно не возбудило достаточной реакции. Иногда же какой-нибудь незна-

---

* Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung, Heidelberg, 1882, стр. 52.

чительный предмет, например растительная нить, привлекает значительное количество фагоцитов, которые ее окружают, сливаясь в маленькие пласмодии (фиг. 25). У многих губок зерна песку и другие твердые тела, попавшие в них случайно, окружаются массой спонгина, выделяемого мезодермическими клетками. В подобных случаях эти посторонние тела утилизируются губкой, увеличивая прочность ее скелета.



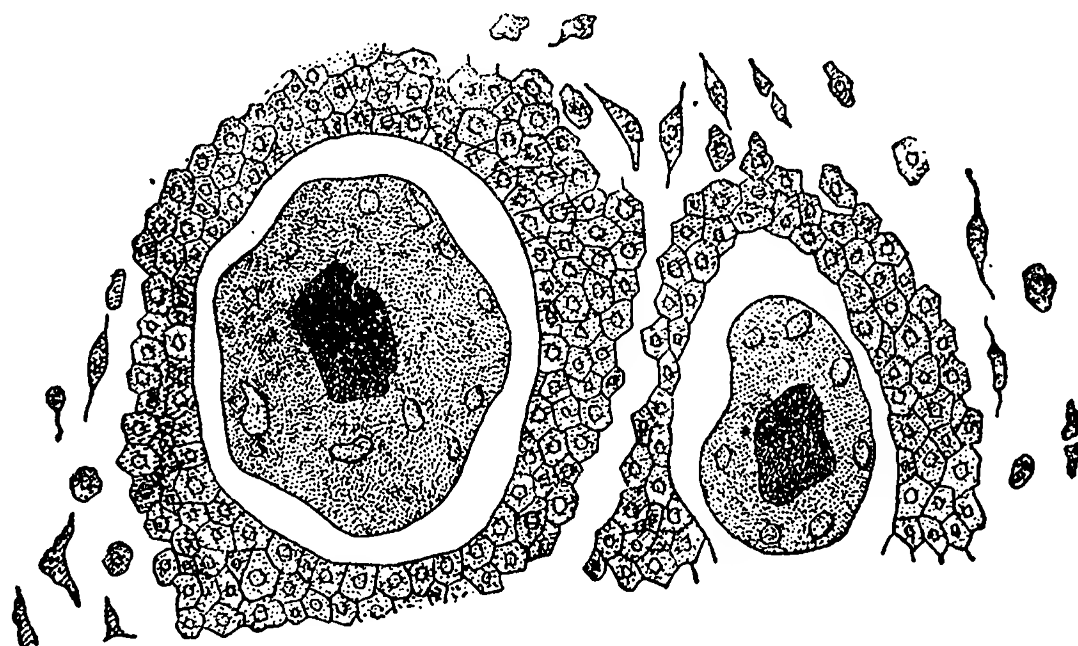
Фиг. 26. Leptotrix, окруженный фагоцитами Spongilla.

Как было сказано выше, мезодермические клетки могут окружать и переваривать также и живые организмы, проникшие во внутренность губки. Более прочные организмы не поддаются легко этому разрушительному действию фагоцитов и могут пребывать более или менее долгое время без всякого изменения в теле губки. Так, я наблюдал пучки Leptotrix среди мезодермы молодых губок. Фагоциты, соединенные в пласмодии, окружали этих бактерий, причем последние оставались совсем неизмененными (фиг. 26). Келлер нашел внутри некоторых губок (Hircinia echinata и Ceraochalina gibbosa) яйца кольчатых червей и ракообразных. Эти яйца свободно развиваются среди

мезодермы; они окружены скоплением амебовидных клеток, образующих настоящую фолликулу (фиг. 27).

Из вышеизложенных фактов следует, что вообще все посторонние тела, попавшие как-нибудь в паренхиму губок, возбуждают деятельность мезодермических фагоцитов. Эти последние захватывают тогда внутрь себя эти тела или окружают их, соединяясь или сливаясь по нескольку вместе.

Если захваченные посторонние организмы легко перевариваемы, то и подвергаются этому процессу; если же, наоборот,



Фиг. 27. Яйца ракообразного, окруженные фагоцитами Ceraospongia (по Келлеру).

они неперевариммы, то остаются в губке, окруженные клетками, и представляют собою род «нахлебников».[192]

Явление это очень распространено среди губок. Эти мягкие животные, проникновение в которых не затруднительно, становятся удобным убежищем для многих водных существ. Губки доставляют им пищу, поддерживая постоянный приток воды с различными плавающими в ней телами. Известно, например, большое число нахлебников губок, начиная с водорослей (Zoochlorellae, Zooxantellae), живущих внутри мезодермических клеток, и кончая полипами (Stephanoscyphus), кольчатыми и ракообразными, населяющими каналы и паренхиму губок. До сих пор еще неизвестны настоящие паразиты губок, а вследствие этого не знают еще и их инфекционных болезней. Может

быть, это зависит от энергичной деятельности их фагоцитов, которые разрушают микробов, как только они войдут внутрь губки, а может быть, вследствие недостаточности наших знаний по этому вопросу.

Губки представляют аналогию с простейшими и миксомицетами в том, что во всех этих организмах пищеварительные и выделительные функции играют роль в реакции против посторонних тел, вредных для организма.

В губке или в пласмодии эта реакция состоит только в захватывании попавшего тела и в переваривании его, если это возможно, или, в обратном случае, в его выбрасывании. У миксомицетов эта функция принадлежит всей протоплазме, тогда как у губок она сконцентрирована в мезодерме и отчасти в эктодерме. Наружная оболочка, или вообще эктодерма, служит организму защитой против всякого рода вредных для него факторов. Плоские клетки, составляющие эктодерму, сократимы и обладают чувствительностью. Они сокращаются и открывают поры, чтобы впустить окружающую жидкость внутрь губки, если только вода не содержит ничего вредного для ее организма.

Уж давно было замечено, что для того, чтобы лучше исследовать проникновение окрашенных зерен внутрь клеток губки, надо наблюдать голодных индивидуумов. Но как только губка уже достаточно насыщена маленькими зернами, принесенными водой, поры ее более не открываются и, так сказать, не дают доступа излишку этих тел.

По наблюдениям Ленденфельда, губки держат закрытыми свои поры и мешают, таким образом, вхождению вредных тел не только в том случае, когда эти тела находятся в виде зерен, плавающих в воде, но и тогда, когда они в ней растворены. Из всех употребленных им тел (крахмал, кармин, молоко) только молоко проникало беспрепятственно с самого начала внутрь губки; для кармина поры сначала оставались закрытыми, но потом скоро открывались. Растворы многих ядовитых веществ, например, морфина, вератрина или стрихнина, заставляли

сжиматься поры и проникали внутрь губки только по прошествии некоторого времени.

В этих явлениях, обнаруживаемых эктодермическими клетками, которые сократимы, но не представляют из себя фагоцитов, можно установить аналогию и, с другой стороны, различие с пласмодиями миксомицетов. Аналогия состоит в чувствительности к химическому составу окружающей среды, что свойственно как эктодермическим клеткам губок, так и пласмодию. Разница сказывается в способе реагирования.

Пласмодий — подвижная колония клеток — удаляется от причины, вызывающей в нем отрицательную чувствительность (химиотаксию, термотаксию и т. п.); губка же — организм неподвижный — избегает той же самой вредной причины, не допуская ее проникнуть в свое тело.

Несмотря на недостаточность наших сведений, мы все-таки имеем право утверждать, что клетки губок играют активную роль в борьбе против различных вредных влияний. Особенно же важны свойства чувствительности и сократимости эктодермы, с одной стороны, а с другой — способность клеток мезодермы и энтодермы захватывать и переваривать посторонние тела. Эти факты могут служить точкой отправления для более сложных явлений реакции, существующих у других животных.



ЛЕКЦИЯ ПЯТАЯ

Coelenterata, иглокожие и черви.— Повреждения и восстановление гидр.— Скопление фагоцитов у медуз акалеф.— Фагоциты морских звезд.— Воспаление у Bipinnaria.— Реакция со стороны перивисцеральных клеток кольчатых червей.— Фагоцитная реакция в инфекциях у Nais и дождевых червей.— Борьба между фагоцитами дождевого червя и Rhabditis.— Микробные инфекции червей

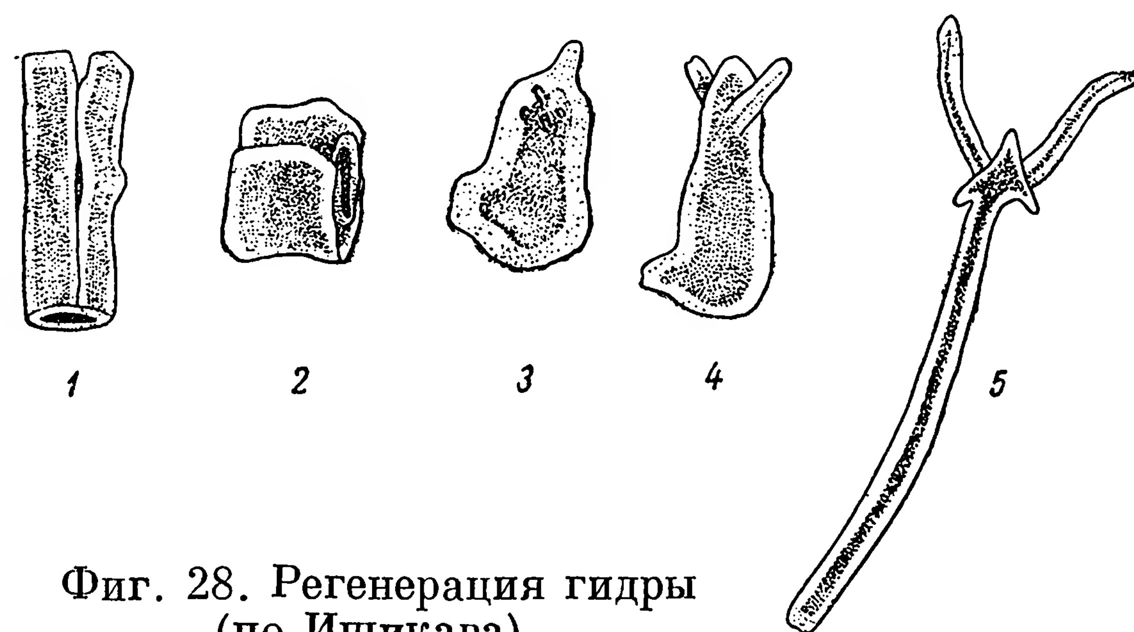
Coelenterata отличаются от губок более высокой организацией, но, несмотря на это, среди них есть многочисленные представители, состоящие только из двух пластов; мезодерма у них совершенно отсутствует. Мы видели на губках, что мезодерма играет главную роль в патологических процессах; интересно знать, — как происходят эти явления у животных только с двумя зародышевыми пластами, как, например, у гидры и ее родичей.

Уже в прошлом столетии часто наблюдали за тем, что делается с пресноводным полипом вследствие различного рода повреждений. Особенно благодаря Трамбле убедились в поразительной способности этого животного к полной регенерации. Можно разрезать гидру на несколько кусков, ввести в нее занозы и вообще вызвать самые серьезные повреждения, и все это не помешает гидре быстро и вполне восстановить целость своего организма. По наблюдению Ишикавы,* передняя часть поврежденной гидры совершенно восстанавливается через 20

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XLIX, 1889, стр. 433.

минут. Гидры, разрезанные вдоль всего тела и растянутые на пробке, способны оправляться немного более чем через сутки.

Ишикава в одном своем опыте отрезал сначала голову гидре со всеми ее щупальцами, затем разрезал в длину все ее тело, после чего поместил животное на кусок губки, вывернув энтодерму наружу (фиг. 28, рис. *1*). Для повреждения энтодермы гидра, приготовленная таким образом, была вынута из воды и оставлена на воздухе в продолжение 5 минут. После этого



Фиг. 28. Регенерация гидры (по Ишикава).

ее сняли с пробки и положили снова в воду; гидра свернулась сначала в цилиндр, наружная сторона которого состояла из энтодермы; скоро, однако, она перевернулась таким образом, что оба пласта клеток заняли свое нормальное положение. Но во время перевертывания в гидру попала нить водоросли и помешала слиянию краев (фиг. 28, рис. *2*). Тогда гидра изменила свое положение и в конце концов превратилась в закрытый мешок (фиг. 28, рис. *3*), на котором появился рот со щупальцами (фиг. 28, рис. *4* и *5*), и она снова стала вполне нормальной гидрой спустя 6 дней после начала опыта.

Уколы и другие повреждения, сделанные инструментами, заживлялись необыкновенно быстро без скопления фагоцитов в поврежденном месте. Хотя в данном случае и не было скопления фагоцитов вследствие отсутствия мезодермы, но не надо, однако, думать, чтобы явление фагоцитоза отсутствовало здесь совершенно. Вся энтодерма гидры состоит из неподвижных

фагоцитов в виде эпителиальных клеток. Они способны выпускать амебовидные отростки на свободной поверхности и захватывать ими различные посторонние тела.[193]

У колониальных морских гидрополипов не только энтодерма, но иногда также и эктодерма состоит из фагоцитов, выполняющих важную профилактическую роль.* Эти животные способны, подобно гидре, регенерироваться. Если отрезать голову гидроиду, например, у Podocoryne, и оставить туловище в сообщении со всей колонией, то на нем появляется новая голова, а отрезанная приобретает новое туловище.

Общее во всех этих явлениях состоит в необыкновенно быстром и широком возрождении поврежденных мест, так что опасность инфекции становится ничтожной. Мы видим здесь только восстановительную сторону воспалительного процесса, но не самое явление воспаления или, по крайней мере, не скопление фагоцитов в поврежденном месте. Это последнее явление совсем, однако, не чуждо организму Coelenterata. Большинство этих животных, как, например, Medusae acraspedae, Ctenophorae и настоящие полипы, имеют достаточно развитую мезодерму, в которой встречаются амебовидные клетки, обладающие всеми свойствами фагоцитов.

Возьмем большую медузу, известную под именем Rhizostomum Cuvieri, и введем в ее студнеобразный колокол занозу, например, кусок дерева или просто булавку. На другой же день мы увидим простым глазом белое пятно вокруг постороннего тела. Наблюдение под микроскопом показывает, что это есть множество амебовидных клеток, собравшихся в месте повреждения. То же самое явление происходит у другой акалефы, Aurelia aurita. Если тело, введенное в колокол медузы, было опущено сначала в красящий порошок (например, кармин), то фагоциты, собранные на месте повреждения, оказываются наполненными красящими зернами. Амебовидные клетки, скопившись вокруг постороннего тела, остаются изолированными

* См. мою работу в Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 143—146.[194]

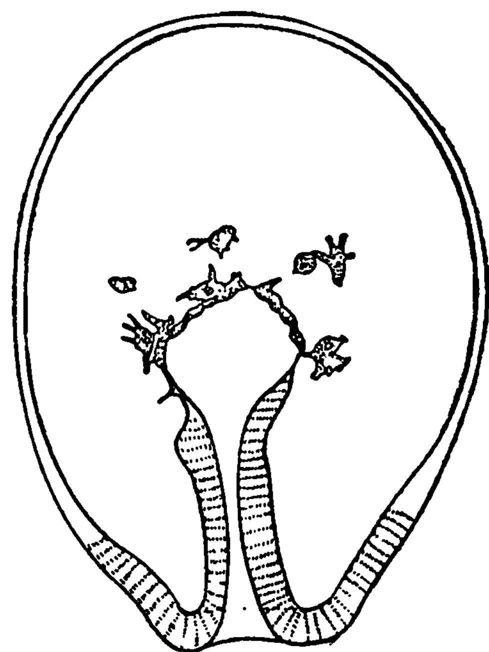
друг от друга или сливаются для образования маленьких плазмодиев.

Итак, мы видим, что у медуз, совершенно лишенных кровеносных сосудов, мезодермические фагоциты приближаются к постороннему телу через студенистую массу, иногда довольно твердую (как у Rhizostomum). Они захватывают введенные тела или, если эти последние очень велики, то только обволакивают их.

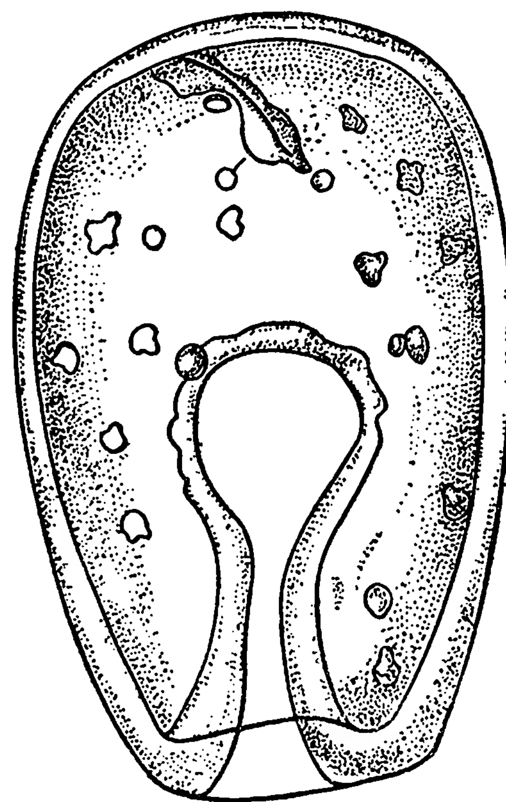
Аналогия этих явлений с реакцией у губок неоспорима, а между тем есть значительная разница в мезодерме губок и медуз. У губок мезодермические фагоциты играют важную роль в пищеварении твердых тел; у медуз же и у всех Coelenterata, несмотря на присутствие мезодермы, пищеварение совершается исключительно энтодермой. Энтодерма у Coelenterata состоит из фагоцитного эпителия, совершенно отделенного от мезодермы, по крайней мере у взрослых форм. Однако, хотя мезодермические фагоциты и не имеют пищеварительной функции, они все-таки сохраняют способность приближаться к посторонним телам, захватывать их или окружать и даже переваривать некоторые из них. Они проявляют эту способность не только по отношению к посторонним телам, появляющимся в теле Coelenterata при повреждениях, но также и по отношению к элементам самого животного. Так, например, неразвившиеся половые клетки, часто наблюдаемые у медуз, содержимых в неволе, постоянно становятся добычей фагоцитов, образующих вокруг них род фолликулы. Очевидно, что эти мезодермические клетки вовсе не потеряли своей первичной способности внутриклеточного пищеварения, и, хотя они вполне отделены от энтодермы, тем не менее их общее происхождение может быть доказано эмбриологическими фактами.

Развитие амебовидных мезодермических клеток на счет энтодермы — факт, очень распространенный в животном царстве. Он может быть легко наблюдаем у различных представителей иглокожих, особенно у ежей и морских звезд. Возьмем, например, Astropecten pentacantus — морскую звезду, часто встречаемую в Триестском заливе. Разделившееся яйцо превращается

в шар, состоящий из мерцательных клеток. Часть их углубляется в полость зародыша для образования первого зачатка пищеварительного канала и его придатков. Личинка принимает скоро характер настоящей гаструлы и состоит уже из эктодермы — наружного слоя и энтодермы — внутреннего; она имеет форму мешка с отверстием на нижнем конце. Пространство между двумя слоями, или общая полость личинки наполнена однородным, почти жидким веществом, которое населяется амебовидными клетками мезодермы.



Фиг. 29. Образование фагоцитов у личинки Astropecten.

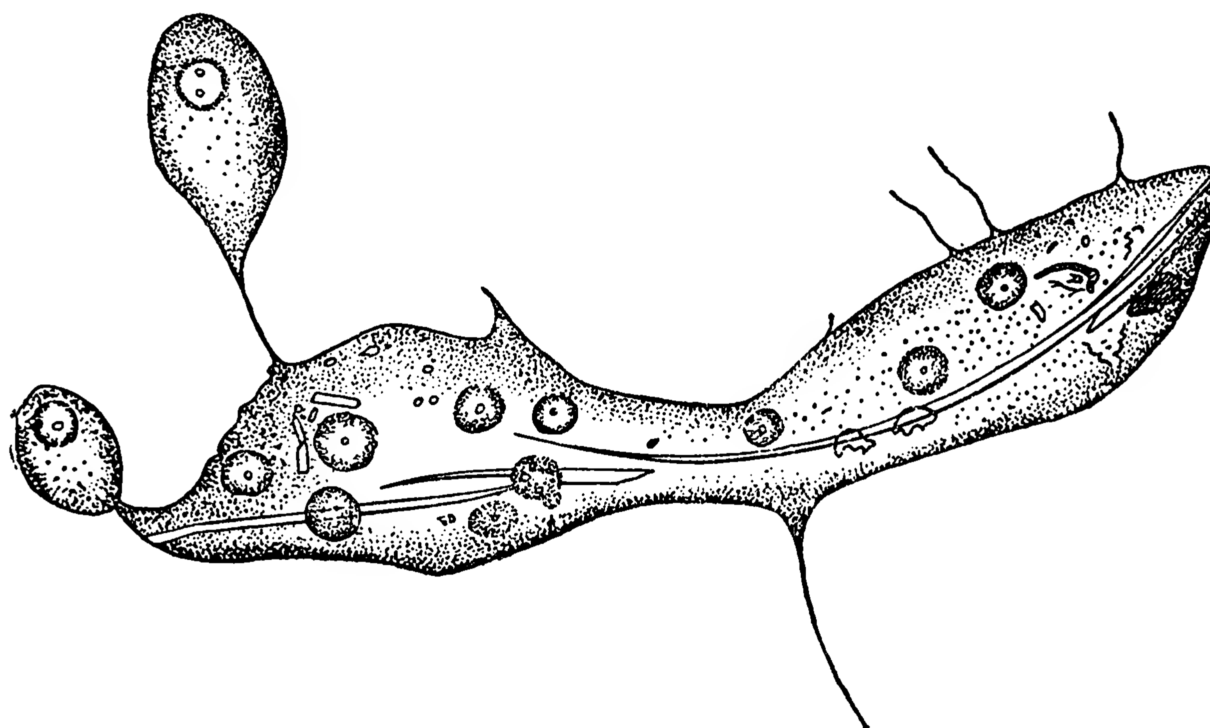


Фиг. 30. Гаструла с посторонним телом в общей полости.

Эти последние не что иное, как клетки энтодермы, отпавшие и сделавшиеся блуждающими* (фиг. 29). Едва отделившись и попав в общую полость, эти подвижные клетки уже выполняют свою фагоцитную функцию. Между многочисленными личинками Astropecten, плавающими по поверхности моря, встречаются такие, у которых тонкая эктодерма поранена колючим телом, которое и могло таким образом проникнуть в общую

* См. мою работу в Zeitschr. f. wiss. Zool., т. XLII, 1885. Смотри по этому вопросу спор между г. Зеленкой и мной, а также более недавнюю работу г. Коршельта в Zoologische Jahrbücher, т. IV, 1889.

полость тела (фиг. 30). Тотчас же вслед за повреждением мезодермические клетки приближаются к постороннему телу и вполне его окружают, сливаясь в маленькие пласмодии (фиг. 31). Эти последние заключают внутри себя некоторое количество ядер, вид которых доказывает полное отсутствие клеточного размножения. (Эти ядра очень заметны при действии $^1/_2\%$ осмиевой кислоты и при окрашивании пикрокармином). Реакция этих личинок, которую можно проследить шаг за шагом вслед-

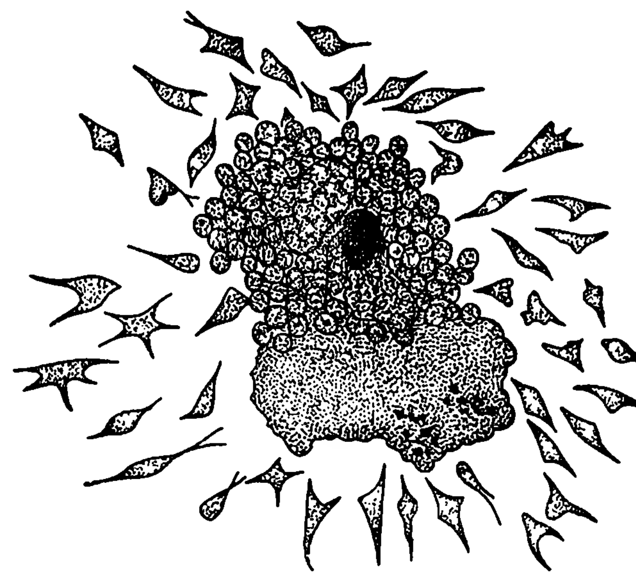


Фиг. 31. Постороннее тело, изображенное на фиг. 30, окруженное пласмодием личинки (сильное увеличение).

ствие их прозрачности, состоит исключительно в скоплении мезодермических фагоцитов вокруг постороннего тела. Надо заметить, что эти личинки совершенно лишены нервной, сосудистой и мускульной систем, так что участие этих последних в реакции должно быть исключено. Реакция, следовательно, совершается фагоцитами вполне самостоятельно и не сопровождается ни притоком жидких частей (которые совершенно отсутствуют), ни явлением размножения клеток. Отсутствие последнего легко объясняется тем, что постороннее тело, будучи очень тонким, вызвало только самое незначительное повреждение эктодермы. У более развитых и сложных личинок реакция совершается таким же образом. Я часто видел, как морская водоросль из рода Chaetoceros, снабженная очень тонкими волосами, прикре-

плялась к поверхности Bipinnariae (личинка Astropecten) и проникала внутрь их тела. Во всех случаях повреждение сопровождалось скоплением мезодермических фагоцитов и образованием пласмодиев.

В вышеприведенных случаях личинки слишком малы, чтобы служить для опыта, и приходится довольствоваться наблюдением повреждений, происшедших естественным путем, без вмешательства человека. Но если обратиться к большим личинкам, описанным под именем Bipinnaria asterigera и представляющим также стадию развития морской звезды, то на них можно легко изучить явления реакции, вызванной искусственными повреждениями.* Надо только ввести под кожу такой личинки маленькую стеклянную трубочку или шип розы, чтобы увидеть, как мезодермические амебовидные клетки сгруппировываются вокруг введенного тела. Они образуют большие скопления, заметные для простого глаза. Все маленькие зерна, прилипшие к введенному телу, например, зерна индиго или кармина, если предмет был в них помещен, жадно поглощаются фагоцитами мезодермы (фиг. 32).



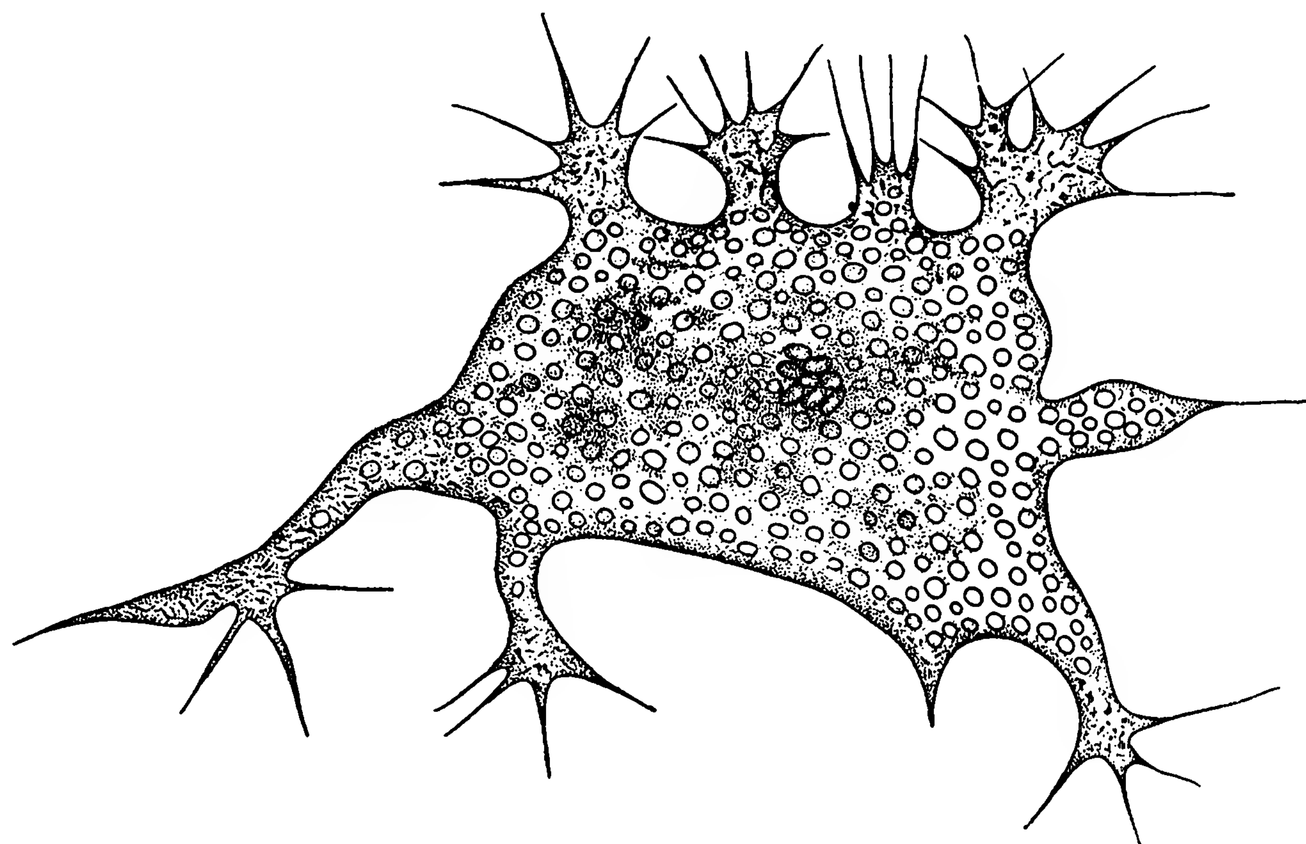
Фиг. 32. Скопление фагоцитов вокруг занозы Bipinnaria asterigera.

Если вместо твердых тел ввести под кожу Bipinnaria каплю крови, то и она окружается мезодермическими клетками, образующими вокруг нее настоящие пласмодии, т. е. протоплазматические массы со многими ядрами, происшедшие от слияния фагоцитов (фиг. 33). Изменения красных кровяных шариков внутри мезодермических клеток личинки совершенно соответствуют внутриклеточному пищеварению, которое одинаково наблюдается и по отношению жировых капель молока.

* См. мою работу в Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 141.[195]

Бактерии, введенные под кожу Bipinnaria, также захватываются клетками мезодермы. Благодаря прозрачности личинок иглокожих можно легко видеть, как амебовидные клетки поглощают живых бактерий, так как последние еще подвижны.

При сравнении явлений реакции у губок, у Coelenterata, имеющих мезодерму, и у иглокожих поражаешься их сходству в существенных чертах, несмотря на различие этих трех типов. У губок мы находим мезодерму, богатую подвижными клетками,



Фиг. 33. Пласмодий, образованный фагоцитами бипиннарии.

которые принимают большое участие в пищеварительной функции этих животных. Пища, попавшая в их тело, всегда проникает в мезодерму, находящуюся в близком соприкосновении с эктодермой. У акалеф и других Coelenterata с тремя пластами мезодерма сообщается непосредственно с энтодермой только в период развития. По окончании этого периода мезодерма окончательно отделяется от энтодермы и не принимает больше участия в пищеварении, которое совершается исключительно фагоцитами энтодермы.[196] У личинок иглокожих происходит также окончательное разделение двух пластов: мезодерма и здесь не участвует в пищеварении животного; энтодерма —

единственный пищеварительный орган — тоже неспособна к внутриклеточному пищеварению. Последнее совершается с помощью неорганизованных ферментов, выделяемых энтодермическими клетками во внутреннюю полость.

Но, несмотря на все это различие организации, клетки мезодермы сохраняют свою способность приближаться к посторонним телам, захватывать их и переваривать, если они перваримы. Различные повреждения, произведенные этими телами, вызывают у всех описанных животных скопление мезодермических фагоцитов. Последние часто образуют при этом пласмодии, или гигантские клетки.

Общее у всех этих животных выражается в том, что их мезодермические фагоциты появляются в виде звездчатых клеток соединительной ткани; эти клетки разбросаны в полужидком или студенистом межклеточном веществе. Во всех рассмотренных случаях не было ни крови, ни плазмы, ни кровяных шариков, ни кровеносных сосудов. Этих органов нет ни у губок, ни у Coelenterata, и появляются они только у иглокожих, в период гораздо более поздний, чем те, которые послужили в приведенных выше патологических исследованиях.

Если обратимся к типу столь разнообразных *червей*, то мы увидим сначала явления реакции, вполне примыкающие к тем, которые мы уже видели у других животных. Возьмем Mesostomum Ehrenbergi (из Turbellaria) как представителя низших червей и произведем повреждение в какой-нибудь части его тела. По прошествии некоторого времени мезодермические фагоциты соединяются в поврежденном месте. Мы увидим, что они наполнены зернами, и это делает их очень похожими на клетки кишечного эпителия, представляющего у Turbellaria настоящих фагоцитов. Мезодермические клетки представляют собой подвижные амебовидные элементы, разбросанные в межклеточной студенистой массе, составляющей соединительную ткань. Эта последняя напоминает мезодерму губок, медуз и иглокожих.

У более высших червей мезодермические фагоциты являются в виде клеток, плавающих в перивисцеральной жидкости, или

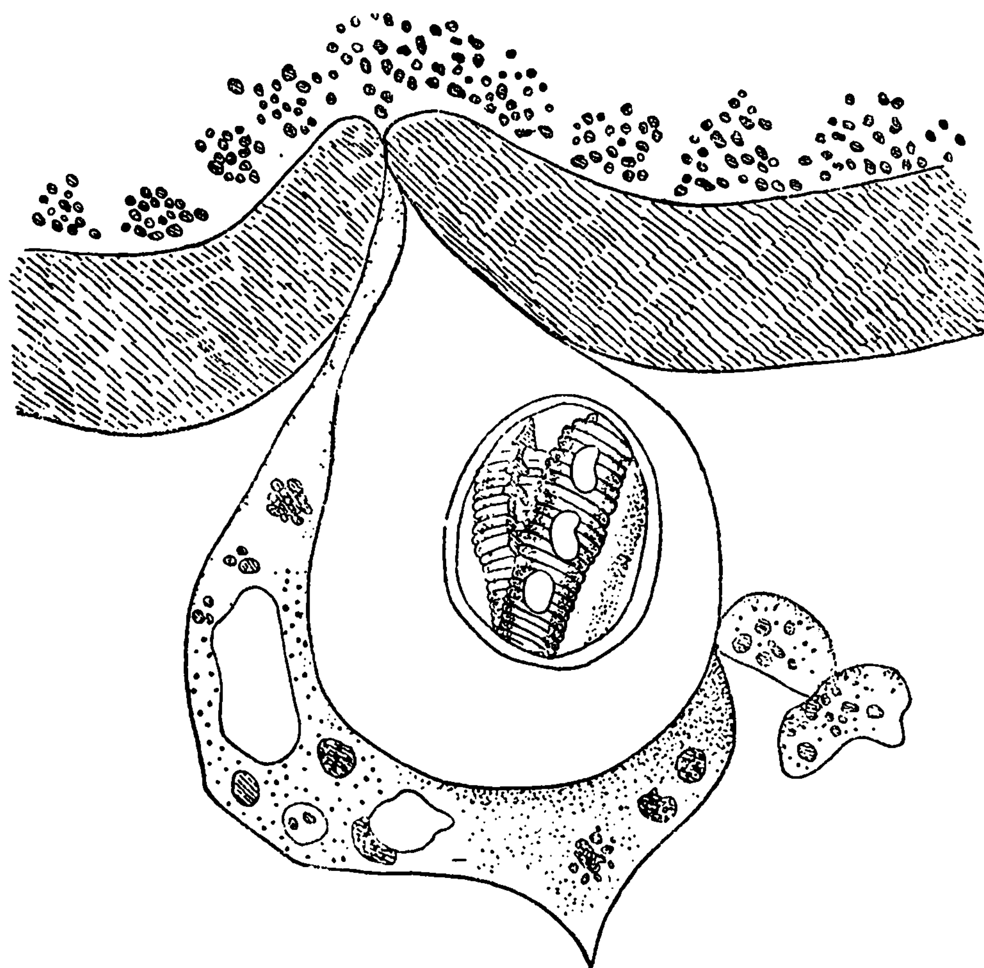
в виде перитонеального эндотелия. Эти два рода клеток имеют одинаковые фагоцитные свойства, очень ясно выраженные. Аналогия в их функциях может объяснить тот факт, что у очень близких видов перивисцеральные клетки то являются очень развитыми, то вовсе отсутствуют. Эти мезодермические элементы служат, кроме того, органами дыхания и выделения.*

Заноза, введенная в перивисцеральную полость кольчатого червя, например Terebella, скоро покрывается толстым слоем «лимфатических» клеток. Фагоцитные свойства этих последних доказываются той легкостью, с которой они захватывают мелкие зерна (окрашенный порошок или что-нибудь другое), прилипшие к занозе. Интерес этого факта увеличивается присутствием у большинства кольчатых червей очень развитой и вполне замкнутой сосудистой системы. Реакция против посторонних тел совершается у них исключительно мезодермическими фагоцитами; кровеносные же сосуды остаются совершенно пассивными. Это можно доказать, благодаря довольно сильной окраске кровяной жидкости.

Те же самые явления наблюдаются у кольчатых червей с развитой сосудистой системой, но не имеющих перивисцеральных фагоцитов. При исследовании Nais proboscidea попадаются иногда особи, зараженные личинками Gordius. Эти личинки, проникнув в общую полость тела, возбуждают фагоцитную реакцию, производимую единственно перитонеальными клетками. Они посылают протоплазматические отростки, образуя род пласмодия вокруг личинок. Эти последние защищаются, выделяя хитинную оболочку и покрываясь кистой. Иногда эти кисты лежат очень близко от сосудов, которые не оказывают по отношению к ним никакой реакции (фиг. 34). Если бы содержимое сосудов проникало в полость пласмодической оболочки, то это легко можно было бы заметить, так как кровяная плазма окрашена в желтый цвет, а перивисцеральная жидкость совершенно бесцветна.

* См. Grobben. Die Pericardialdrüse der chaetopoden Anneliden. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, т. LCVII, 1888.

Чтобы убедиться в фагоцитных свойствах перитонеальных клеток Nais proboscidea, надо наблюдать индивидуумов, зараженных микроспоридиями, принадлежащими к микробам Pébrina.[197] (Поранить искусственно этих кольчатых червей невозможно вследствие их очень малых размеров). Эти паразиты вызывают также реакцию со стороны перитонеального эндотелия, и маленькие споры захватываются тогда внутрь фагоцитов, отделенных от брюшины. Иногда эти споры окружаются вакуолями совершенно так, как в типичных случаях внутриклеточного пищеварения. Кольчатые черви больших размеров могут также служить для подобных исследований. Очень полезно в этом отношении изучать обыкновенных дождевых червей, организм которых часто бывает вместилищем многих паразитов. Из этих последних чаще всего встречаются *грегарины* из рода Monocystis; они паразитируют в мужских половых органах. Появляясь в них, эти подвижные животные встречают много амебовидных клеток, принадлежащих к категории наиболее деятельных фагоцитов. Последние снабжены тонкими или лопастными протоплазматическими отростками и легко захватывают все попадающиеся им посторонние тела (фиг. 35, *А*). Даже на препарате, в водяной влаге кролика или другой какой-нибудь безвредной жидкости, эти клетки проявляют свою фагоцитную деятельность: они пожирают зерна краски или какие-



Фиг. 34. Личинка Gordius, закистированная и окруженная плазмодием Nais.

нибудь другие маленькие тела, находящиеся в препарате. Встречая предметы большей величины, например, растительные волокна, фагоциты соединяются группами и все-таки окружают эти тела своей протоплазмой (фиг. 35, *B*). Те же самые клетки реагируют и против паразитов, проникших внутрь дождевых червей. Пока грегарины находятся в деятельной стадии, они отталкивают фагоцитов резкими движениями, так что только в редких случаях эти клетки могут прикрепляться к телу паразита. Но как только грегарины переходят в покоящееся состояние, фагоциты приклеиваются к их поверхности и образуют иногда вокруг них толстую массу. Паразит, стесненный этой живой оболочкой, защищается, как и личинки Gordius, выделяя кисту (табл. II, фиг. 1).

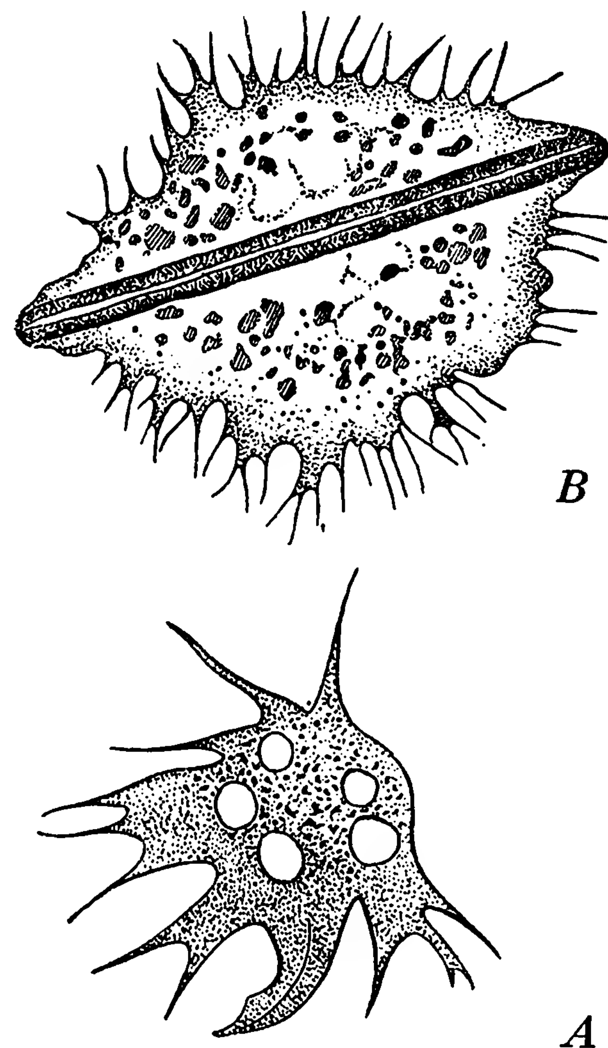
Защищенная таким образом грегарина начинает производить споры, разделяясь на большое число все более и более мелких сегментов и образуя, наконец, pseudonavicellae.[198] Фагоциты между тем продолжают оказывать свое влияние на паразита и часто даже убивают его. Закистированная грегарина продолжает защищаться, выделяя хитин. Это вещество получается в очень большом количестве и придает паразиту чрезвычайно неправильное и оригинальное очертание (табл. I, фиг. 2). Случается, что содержимое грегарины, окруженной фагоцитами, становится сильно преломляющим свет, и паразит умирает, побежденный своим врагом (табл. I, фиг. 3).

Сами фагоциты, окруженные паразитами, тоже претерпевают значительные изменения; они превращаются в плоские клетки, спаянные между собой и неподвижные (табл. II, фиг. 1 и 2).

Иногда такая капсула, представляющая строение соединительной ткани, остается очень тонкой, но чаще всего она утолщается вследствие появления новых слоев клеток. В числе этих последних встречаются элементы, очень богатые бурым пигментом. Во время борьбы паразита с фагоцитами червя кровеносные сосуды этого последнего остаются вполне бездеятельными, несмотря на свое очень значительное развитие. Они не представ-

ляют ни видимого изменения в объеме, ни выделения красноватой плазмы.

Нематоды из рода Rhabditis довольно часто проникают в семенные железы и в общую полость тела дождевого червя. Эти животные, несмотря на всю свою подвижность, крепость кутикулы и довольно большую величину, должны тем не менее вести борьбу с многочисленными фагоцитами земляного червя. Фагоциты окружают свернувшуюся нематоду плотной массой, подобной оболочке, образованной вокруг грегарины. Микроскопическое наблюдение доказывает прежде всего, что фагоциты окружили живого врага, так как он еще движется внутри фагоцитной массы (фиг. 36). Этот червь защищается выделением хитиновых слоев, никогда не образующих настоящей кисты, а только добавочную оболочку, часто необыкновенно толстую (табл. I, фиг. 4). Подобное обильное выделение истощает паразита, так как он при этом постепенно лишается жировых капель, которыми вначале был наполнен, и делается вполне прозрачным (табл. I, фиг. 5). Хитиновые слои становятся все толще и толще и в конце концов образуют неправильные придатки, придающие Rhabditis странную и неправильную форму (фиг. 37) (табл. I, фиг. 4). Отделяя фагоцитные массы от червя, окруженного добавочной кутикулой, часто можно видеть, что эта нематода высвобождается, оставляя свою оболочку внутри слоя фагоцитов. С другой стороны, при исследовании содержимого мужских половых органов дождевого червя находят иногда внутри фагоцитных капсул блестящие массы, в которых легко узнать

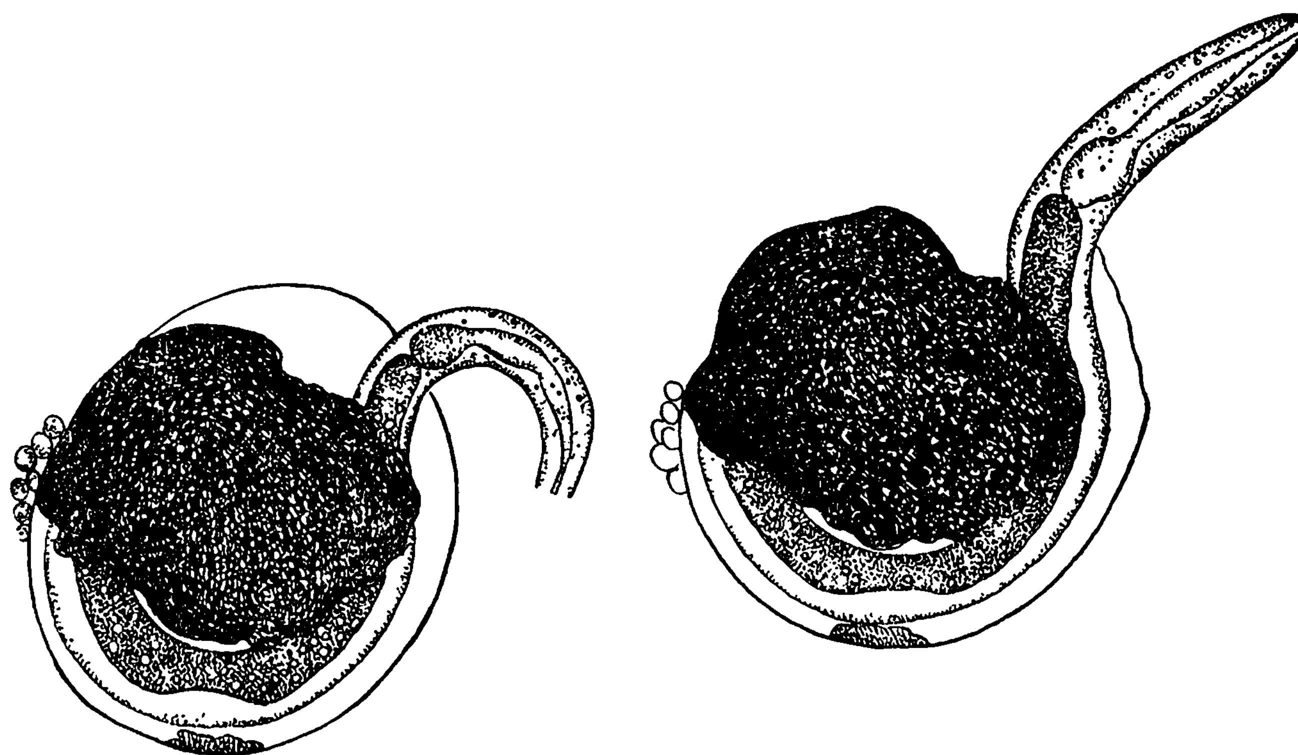


Фиг. 35.

A — фагоцит дождевого червя; *B* — скопление фагоцитов дождевого червя вокруг постороннего тела.

совершенно обесформленные кутикулярные оболочки и остатки нематоды, замурованной в продукты своего выделения.

Мы видели здесь настоящую борьбу двух живых существ, принадлежащих к одному типу животного царства. Нематода защищается с помощью кожных выделений,[199] земляной же червь борется целой армией подвижных клеток, обладающих фагоцитными свойствами. Очевидно, что фагоциты, окружая паразита, мешают ему жить, хотя мы еще не можем точно опре-

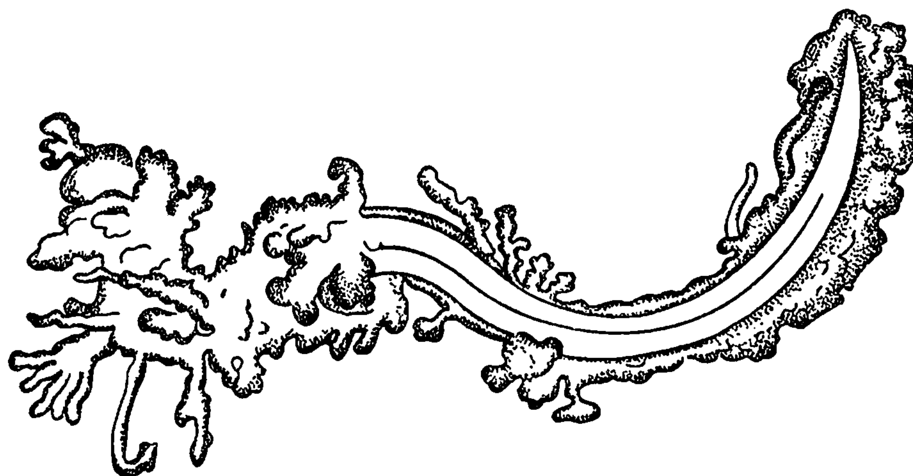


Фиг. 36. Живой Rhabditis, окруженный массою фагоцитов дождевого червя.

делить самой сути этой фагоцитной реакции. Может быть, фагоциты мешают притоку питательных веществ или кислорода, может быть, они выделяют какое-нибудь вредное вещество. Эти сложные вопросы могут быть выяснены только тщательными исследованиями, к которым можно будет приступить, имея уже пригодные для этого методы.

В настоящее же время мы должны ограничиться констатированием факта, что земляные черви, как и кольчатые вообще, реагируют против различных инфекций с помощью фагоцитов перивисцеральной жидкости, а не посредством крови или хорошо развитых кровеносных сосудов. Эта реакция совершается одинаково как против грегарин, так и против нематод.

Относительно последних надо заметить важный факт отсутствия в их организме блуждающих клеток. Фагоцитная система нематод сводится, вероятно, к очень оригинально развитым мускульным фагоцитам. Животные эти защищаются своими кутикулярными выделениями, представляющими значительное сопротивление. В этом отношении нематоды напоминают растения, клетки которых защищаются толстыми и твердыми оболочками, и, так же как и растения, они чаще всего подвергаются нападению паразитических грибов. Эти последние обладают, во-первых, громадной силой роста и, кроме того, выделяют ферменты, способные растворять вещество самых твердых оболочек, как, например, клетчатку. Между заразными болезнями нематод очень распространена одна, вызываемая паразитизмом одного из мукоров (Mucor helminthophorus de Bary), наводняющего кишечный канал и половые органы кошачьей аскариды (Ascaris mystax).* Кроме того, у нематод есть много других заразных болезней, вызываемых различными представителями класса грибов. Наиболее замечательный есть, без сомнения, Arthrobothrys oligospora Fres.; по наблюдениям Цопфа,** эта плесень ловит Anguillula посредством петель и затем выпускает нити в тело нематод. Проникши сюда, гриб свободно развивается в общей полости и причиняет смерть животного, сопровождающуюся полным жировым перерождением. В конце концов от нематод остается только кутикула и хитиновая оболочка мужских половых органов.



Фиг. 37. Rhabditis, освобожденный от своей фагоцитной оболочки с целью показать кутикулярные придатки.

* Zeitschr. f. wiss. Zool., т. II, 1862, стр. 135.

** Nova Acta Acad. Leopold., т. XLVII, стр. 167, и Pilze, 1890, стр. 240.

Кроме эпидемий, производимых настоящими грибами, нематоды заражаются еще хитридиями, а также низшими организмами, близкими к тем, которые вызывают болезнь ядра и ядрышка у Paramaecium.*

Обзор патологических явлений у Coelenterata, иглокожих и червей показал нам, что некоторые из этих животных реагируют главным образом очень быстрой регенерацией поврежденных частей; другие же защищаются выделением хитиновых слоев. Эти два способа защиты представляют только частные случаи, тогда как борьба с помощью амебовидных и подвижных клеток, окружающих или захватывающих постороннее тело, составляет общее правило с редкими исключениями. Реакция фагоцитных клеток совершается в силу их чувствительности, без вмешательства нервной или сосудистой систем. Во всех вышеприведенных случаях фагоциты являлись или в виде подвижных клеток соединительной ткани, или в виде клеток перивисцеральной полости. До сих пор мы еще не видели примеров фагоцитной деятельности кровяных шариков. Правда, в приведенных случаях мы имели дело только с животными, лишенными форменных элементов крови. Кольчатые черви, у которых уже есть белые кровяные шарики, плавающие в сосудах, встречаются редко, и к тому же их кровяные лейкоциты немногочисленны, и их гораздо меньше, чем в перивисцеральной полости.

---

* См. Бютчли. Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, Frankfurt, 1876, стр. 360.



ЛЕКЦИЯ ШЕСТАЯ

Суставчатоногие, мягкотелые и оболочниковые.— Их кровеносная система.— Фагоциты этих беспозвоночных.— Селезенка моллюсков.— Воспалительная реакция.— Нормальный диапедез у асцидий.— Введение бактерий в тело асцидий и ракообразных.— Инфекционная болезнь у Talitrus.— Болезни дафний.— Внедрение бактерий в тело насекомых.— Эпидемии у насекомых

Многие беспозвоночные имеют кровяные тельца в форме бесцветных клеток, циркулирующих в жидкости. Эта жидкость приводится в движение сердцем, которым они всегда снабжены. У всех суставчатоногих, моллюсков, а также у оболочниковых общая полость тела соединена с сосудистой полостью. У низших представителей этих типов мы находим единственный орган кровеносной системы — сердце. (Мы оставляем в стороне некоторые группы, не имеющие даже следов сосудистой системы, как многие Copepoda, Ostracoda и др.). Это сердце имеет форму мешка, или трубки, открытой на концах для выхода крови и снабженной боковыми отверстиями, через которые жидкость проникает в сердце. К этому центральному органу присоединяется прежде всего одна или несколько главных артерий, открывающихся в систему полостей, где циркулирует кровь до входа в сердце. У более развитых беспозвоночных, особенно у мягкотелых, присоединяется еще венозная система, иногда очень развитая, как, например, у головоногих. Но всегда, без исключения, даже в случае образования многочисленных сосудистых разветвлений, между артериальной и венозной системой

находится сеть лакун — остаток общей полости, — наполненных кровью.

Кровяные тельца представляют собой бесцветные клетки (за редкими исключениями) с одним, редко двумя ядрами и с протоплазмой, способной к амебовидным движениям. У многих беспозвоночных эти кровяные тела состоят из одного только рода подвижных клеток с незначительной зернистостью. У других же, как, например, у многих насекомых и моллюсков, есть два рода лейкоцитов: зернистые с большим количеством крупных зерен и гиалиновые с немногими зернами или совсем без них. Нас особенно интересует последняя категория лейкоцитов.

Лейкоциты суставчатоногих, мягкотелых и оболочниковых представляются вообще амебовидными фагоцитами: они отличаются от белых кровяных шариков позвоночных присутствием одного круглого или овального, не лопастного ядра. У интересующих нас беспозвоночных совсем нет многоядерных лейкоцитов, точно так же, как нет у них вполне замкнутой сосудистой капиллярной системы. Лейкоциты трех вышеназванных типов беспозвоночных обнаруживают ясные фагоцитарные свойства. В 1862 г. именно у одного из представителей этих беспозвоночных было сделано в первый раз открытие свойства лейкоцитов захватывать посторонние тела. Впрыскивая индиго в моллюска. Геккель* наблюдал, что зерна этой краски находились внутри кровяных телец. Опыты с некоторыми другими родами животных доказали, что этот факт имеет общее значение, что и было подтверждено впоследствии несколькими наблюдателями. Вследствие этого удивительно, что Грисбах ** высказал недавно сомнение по поводу фагоцитоза белых кровяных шариков безголовых моллюсков. Грисбаху не удалось констатировать захватывания лейкоцитами впрыснутого порошка, и поэтому он думает, что при нормальных условиях фагоцитоза у безголовых моллюсков не происходит.[200] Весьма вероятно, что неудовлетворительные результаты у этого автора получились вследствие

* Die Radiolarien, 1862, стр. 104.

** Archiv f. mikrosk. Anat., т. XXXVII, стр. 86.

слишком сильного разбавления порошка водой, что должно было вызвать разбухание лейкоцитов. Производя более тщательно опыты, можно легко доказать, что лейкоциты моллюсков, как и многих других животных, жадно захватывают твердые тела, с которыми они приходят в соприкосновение. Особенно удобно производить эти опыты с прозрачными моллюсками, как Phylliroё, которую в живом состоянии можно наблюдать под микроскопом.

У некоторых гастеропод существует, кроме белых кровяных шариков, еще одна особая форма фагоцитов, составляющих у этих беспозвоночных род селезенки. Это важное открытие было недавно сделано Ковалевским.* Он доказал, что твердые тела, впрыснутые в кровь Pleurobranchia и некоторых других родов (Philine, Gasteropteron, Doris), скопляются в особом органе, открытом Лаказом-Дютье и описанном им под именем «неопределенной железы». Клетки этой селезенки захватывают и переваривают большое количество посторонних тел (кровяные шарики, желточные зерна, молочные тельца), как это было вполне установлено Ковалевским.

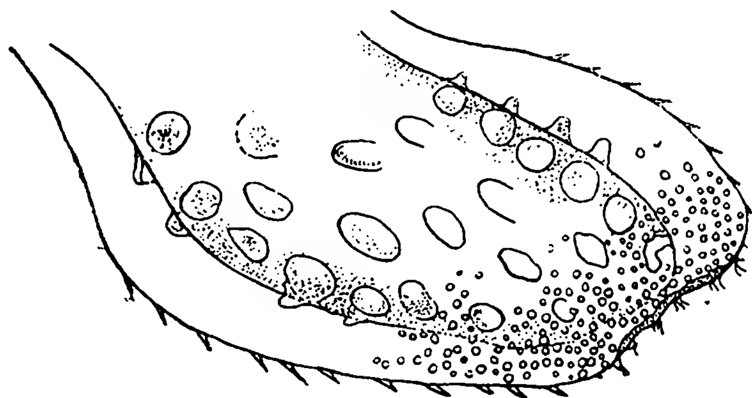
Фагоциты, столь распространенные у вышеназванных беспозвоночных, реагируют против всяких повреждений, искусственных или случайных. Очень часто можно встретить прозрачных ракообразных, например, дафний или бранхипуса, у которых стенки тела имеют бурые пятна, происходящие от укушения других особей. Под этими царапинами находят обыкновенно скопление лейкоцитов, остающихся в поврежденном месте до полного заживления раны.** Производя у подобных животных осторожно слабое повреждение, можно видеть под микроскопом, как лейкоциты направляются к поврежденному месту, где и фиксируются. Очень удобным объектом для такого рода опытов могут служить хвостовые придатки Argulus;

* Зап. Новоросс. О-ва естествоисп., т. XV, 1890.

** Очень быстрое возрождение эпидермиса у суставчатоногих способствует быстрому заживлению их ран.

искусственное повреждение вызывает у них быстрое скопление лейкоцитов (фиг. 38).

Довольно объемистые посторонние тела (например, всякого рода занозы) могут быть введены в личинок разных жуков (майский жук, Oryctes и др.) моллюсков, как, например, Thethys или Phylliroë, и асцидий.* Во всех этих случаях большое количество лейкоцитов собирается вокруг постороннего тела, захватывая введенные маленькие зерна (например, кармин, которым была натерта заноза).



Фиг. 38. Хвостовой придаток Argulus в состоянии воспаления.

Итак, постоянно происходит фагоцитная реакция, проявляющаяся то в форме инфильтрации лейкоцитов вокруг постороннего тела, то в образовании капсулы, состоящей из массы лейкоцитов. Эта экссудативная и воспалительная реакция, часто сопровождающаяся образованием гигантских клеток, не имеет никакого отношения к диапедезу по той простой причине, что членистоногие и моллюски имеют не вполне замкнутую сосудистую систему, но соединенную с общей полостью тела.

Есть только один пример диапедеза у беспозвоночных, и этот случай так интересен, что заслуживает особого внимания. Асцидии покрыты очень толстой оболочкой, расположенной вне эпидермиса. Эта оболочка состоит из целлюлозного вещества и заключает большое количество амебовидных клеток, снабженных подвижными придатками. Так как этот слой со своими клетками находится вне эпидермиса, то на него смотрели, как на кожное выделение, заключающее клетки эктодермического происхождения. Последние исследования Ковалевского** доказали, что эта теория не имеет никакого основания и что в действительности клетки оболочки асцидий не что иное, как лейко-

* См. Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 153.[201]
** Отчет О-ва петерб. естествоисп., ноябрь, 1890.

циты, прошедшие сквозь эпидермис животного. Эти клетки мезодермического происхождения — очень деятельные фагоциты, способные захватывать всякого рода твердые тела и в том числе атрофирующиеся органы. Введение заноз в оболочку асцидий вызывает скопление этих фагоцитов, производящих, таким образом, род инфильтрации оболочки.

Мы видели здесь пример того, что диапедез через эпидермис совершается вполне нормальным образом и совершенно независимо от воспаления. Это последнее происходит с помощью тех же фагоцитов, собирающихся вокруг посторонних тел.

Любарш * подтвердил, что подвижные клетки оболочки асцидий собираются массами вокруг посторонних тел, введенных через укол. Он был менее счастлив в своих опытах с сибиреязвенными бактериями, привитыми в организм различных асцидий.

Только часть бактерий, введенных в оболочку, была захвачена; другие же, оставаясь вне фагоцитов, представляли явные признаки перерождения. Любарш не исследовал прямого влияния жидких частей оболочки на бактерий, вследствие чего его опыты, к тому же немногочисленные, не позволяют сделать никакого решительного заключения. Объясняя их себе, не надо забывать, что они были произведены в марте, когда низкая температура могла иметь вредное влияние на лейкоцитов. Кроме того, оболочка асцидий должна вообще представлять мало благоприятную среду для развития бактерий и для произведения ими токсинов.**

Любарш *** сделал также несколько аналогичных опытов с «морскими ракообразными» и не получил лучших результатов.

---

* Untersuchungen über die Ursachen der angeborenen und erworbenen Immunität, Berlin, 1891, стр. 75.

** Я должен здесь напомнить, что у сложных асцидий, как Bothryllus, фагоциты оболочки очень часто бывают наполнены различными бактериями. Это бывает у только что пойманных в море животных.

*** Untersuchungen über die Ursachen der angeborenen und erworbenen Immunität, стр. 77.

Эти опыты были описаны так поверхностно, что критика их невозможна. А между тем существует много фактов, доказывающих самым очевидным образом фагоцитные свойства лейкоцитов различных ракообразных.

Герману и Каню * удалось ввести паразитного гриба (близкого к Oidium) в полость тела Talitrus и производить почти всегда смертельную болезнь этих ракообразных. Развитие паразита вызывает со стороны организма реакцию, которая проявляется ясно выраженным фагоцитозом лейкоцитов. «На 7-й день, — говорят вышеназванные авторы,— кровь, до тех пор прозрачная, становится мутной. Муть увеличивается в продолжение 8-го и 9-го дня по мере размножения паразитов. В продолжение этого периода замечается особенно деятельный фагоцитоз: при рассматривании с сильным увеличением крови, фиксированной осмиевой кислотой и покрашенной пикрокармином, видны микроорганизмы, заключенные в различном количестве (от 1—20 и более) в кровяных шариках. Они претерпевают внутри протоплазмы последовательные фазы внутриклеточного пищеварения; они становятся тем более бледными, теряют блеск и увеличиваются в объеме, вследствие, главным образом, разбухания их оболочки. Наконец место, занимаемое ими, обозначается только бесцветной вакуолей, сохраняющей в продолжение некоторого времени продолговатую форму паразита». Фагоцитные функции, помимо кровяных шариков, исполняются также периартериальными клетками, которые, однакоже, не в состоянии переваривать грибов. Последние, таким образом, побеждают и убивают Talitrus.

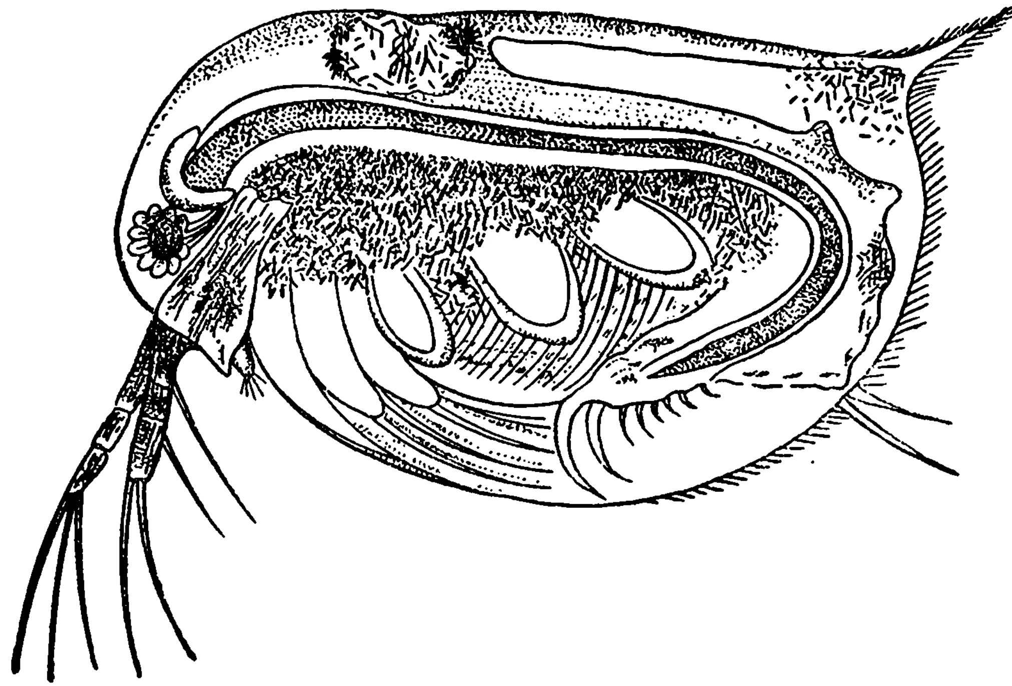
На представителях того же рода амфиподов паразитируют светящиеся бактерии, что было открыто Жиаром и Биллье.**

Многие из ракообразных подвержены различным заразным болезням, изучение которых представляет большой интерес с патологической точки зрения вообще и ввиду разрешения задачи воспаления в частности. Особенно удобны для подобного

* Comptes rendus de la Société de Biologie, 1891, стр. 646.

** Там же, 1889, стр. 593.

изучения дафнии по прозрачности и по малым размерам их тела, а также вследствие их частых и разнообразных болезней. У них встречаются болезни, производимые бактериями, спорозоями и сапролегниями. Но самая интересная инфекционная болезнь производится одним грибом, размножающимся почкованием (род дрожжей, описанных под именем Monospora bicuspidata *). Этот гриб нападает на Daphnia magna и находится в изобилии в Париже (бассейн рептилий в Jardin des plantes) и его окрестностях.



Фиг. 39. Дафния, наводненная моноспорами.

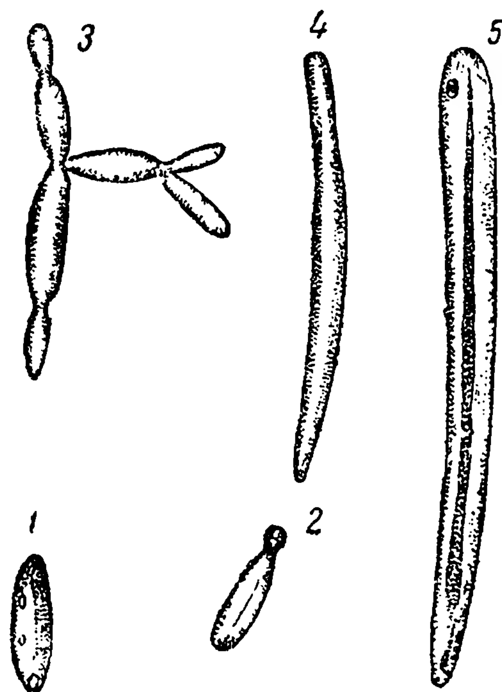
Среди многочисленных индивидуумов этих ракообразных встречаются экземпляры с беловатым молочным оттенком. Под микроскопом их общая полость представляется наполненной почти сплошь маленькими телами в форме тонких иголок (фиг. 39), прикрепленных к стенкам сердца или плавающих в полости. Более внимательное изучение тотчас показывает, что это очень тонкие споры, лежащие внутри оболочки (фиг. 40, *5*).

Рядом с вполне образовавшимися спорами заметны удлиненные клетки и овальные конидии, размножающиеся, подобно дрожжам, почкованием (фиг. 40, *1—4*).

Дафния, наводненная массой этих грибов, всегда в конце концов погибает, причем ее труп бывает переполнен зрелыми спорами. Другие дафнии, питаясь различного рода остатками, находящимися в глубине вод, проглатывают игловидные споры и таким образом заражаются через пищеварительные органы-

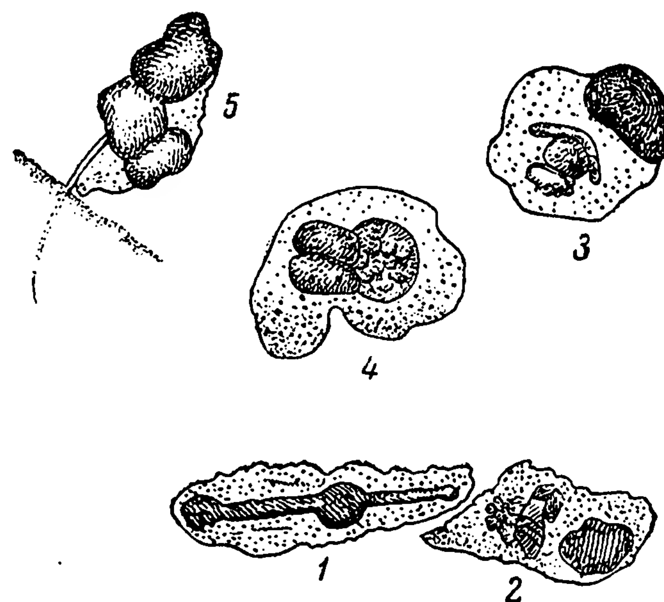
* Virchow's Archiv, т. XCXVI, стр. 177.

Во внутренностях дафнии спора освобождается от своей оболочки, прокалывает их и проникает отчасти или вполне в общую полость тела ракообразного. Но, едва попав наружу кишечной



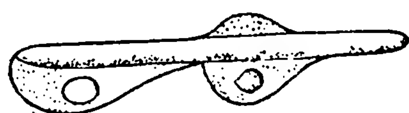
Фиг. 40. Различные стадии моноспоры.

1 — молодая конидия; 2, 3 — почкующиеся конидии; 4 — удлиненная конидия; 5 — спора.



Фиг. 41. Споры моноспоры, окруженные лейкоцитами дафнии

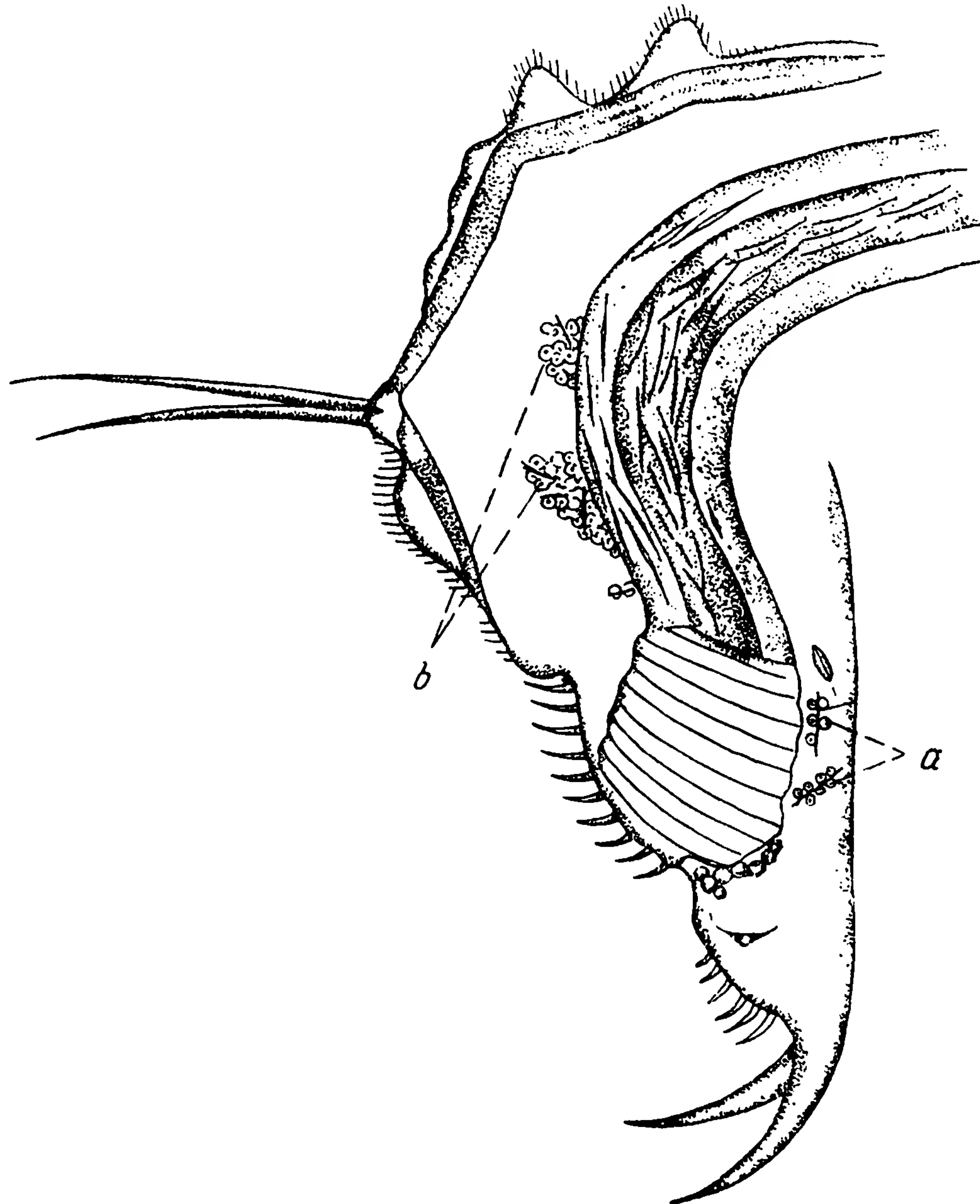
стенки, спора подвергается нападению со стороны лейкоцитов, принесенных кровяным потоком. Эти клетки укрепляются на споре, обволакивают ее (часто сливаясь в пласмодии) и подвергают ее целому ряду замечательных превращений. Спора, захваченная лейкоцитами, теряет прежде всего правильность своих контуров, становится угловатой и превращается в конце концов в кучу буроватых зерен (фиг. 41, *1—4*), в которых нельзя было бы отличить перерожденную спору, если бы не знать их происхождения. Доказательством того, что это перерождение происходит действительно под влиянием фагоцитов, могут служить споры, половина которых уже окружена лейкоцитами, тогда как другая половина или еще находится в кишечной стенке, или выходит наружу из кожи животного. В подобных случаях превра-



Фиг. 42. Удлиненная конидия моноспоры, окруженная двумя лейкоцитами.

щению подвергается только часть, окруженная фагоцитами, другая же, вне фагоцитного влияния, остается вполне неизменной (фиг. 42).

Когда большое количество спор проникает сразу в общую полость тела дафнии, то образуется скопление лейкоцитов, напоминающее клеточную инфильтрацию, или экссудат (фиг. 43, *a*, *b*). Мы видим здесь вполне тождественное явление с тем, которое происходит вследствие описанных выше повреждений.



Фиг. 43. Задняя часть дафнии.

a, *b* — споры моноспоры, окруженные скоплением лейкоцитов.

Фагоцитная деятельность лейкоцитов, так резко выраженная и которую так легко изучать на прозрачных дафниях, разрушает споры патогенного микроба, мешает развитию паразита, защищая таким образом зараженный организм.

Мне случалось не раз выделять зараженных дафний и сохранять их вполне здоровыми благодаря разрушению спор фагоцитами. Если, наоборот, число проглоченных спор постоянно увеличивается или если по какой-нибудь другой причине фагоцитная защита становится недостаточной, споры начинают прорастать, образуя почкующиеся конидии. Хотя эти вегетативные стадии тоже преследуются лейкоцитами, однако дафния становится неизбежно добычей паразитов и погибает по прошествии нескольких дней. Это происходит оттого, что конидии

размножаются слишком быстро и выделяют какое-то ядовитое вещество, растворяющее лейкоцитов. В конце болезни в полости тела дафнии циркулируют только конидии; фагоциты же вполне исчезли.

Совершенно неоспоримо, что вся история этой болезни дафний сводится к борьбе двух элементов: клеток паразита и фагоцитов.

Несмотря на поразительную деятельность первых, дафнии, защищаемые своими фагоцитами, одерживают в большинстве случаев победу. Вот почему в бассейне или аквариуме, где часто свирепствует болезнь monospora, количество дафний остается все-таки громадным. Несмотря на ежедневное умирание многих особей, большинство дафний хорошо противостоит этой болезни и восполняет, таким образом, число умерших.

Гораздо бо́льшие размеры принимают болезни, причиненные паразитами в случаях отсутствия фагоцитов. Примером могут служить сапролегнии. Споры этих грибов прорастают на наружной поверхности дафний или других ракообразных (например, бранхипуса) и пускают нити своего мицелия в тело этих животных.

Часто эти нити пользуются маленькими трещинами и отверстиями, произведенными различными причинами (раны или маленькие канальцы, проделанные спорами monospora). Проникнув в полость тела ракообразных, сапролегния продолжает свое развитие в этой среде, наполненной кровью, не встречая в этом никаких препятствий. Лейкоциты проявляют полную индифферентность по отношению к развивающемуся мицелию.

Этот последний в конце концов их растворяет и ведет за собой верную смерть зараженного животного. При эпидемии сапролегний в аквариуме погибают все находящиеся в нем дафнии и бранхипусы.*

---

* Бранхипусы и Artemia подвержены болезни, производимой monospora. Патологические явления в подобных случаях должны быть еще изучены.

Многие другие болезни дафний, как, например, причиняемые бактерией Pasteuria ramosa* или Spirobacillus Cienkowskii,** а также болезни, производимые спорозоями (пебрина и др.), встречают очень слабое сопротивление со стороны фагоцитов, что естественно ведет к смерти животного.

Слабая фагоцитная защита, поражающая нас у ракообразных, вероятно, находится в зависимости от толщины кутикулярных стенок, одевающих не только наружную поверхность этих животных, но также и их пищеварительный канал. Эта хитинная кутикула очень тверда и не пропускает большинства микробов. Мы видим, что многие маленькие ракообразные, снабженные очень твердой оболочкой, как некоторые Copepoda, могут совершенно обходиться без фагоцитов и вовсе не имеют кровяных шариков.

Насекомые вполне сходны с ракообразными в отношении воспаления и сопротивляемости разным микробам. Всевозможные повреждения возбуждают и у них скопление фагоцитов, в чем можно легко убедиться, прижигая концы хвостовых придатков у личинок эфемерид и других.

Бальбиани *** сделал очень интересное исследование о бактериях, введенных в тело различных насекомых и пауков. Он нашел, что многие сапрофитные бактерии патогенны и даже смертельны для многих суставчатоногих. Насекомые, богатые лейкоцитами, как некоторые прямокрылые, особенно сверчки, отлично сопротивляются вхождению бацилл. Другие же отряды насекомых, отличающиеся бедностью крови и лейкоцитов (чешуйчатокрылые, двукрылые и перепончатокрылые), очень подвержены инфекции сапрофитов. «Сопротивление насекомых первой категории должно быть приписано действию на бацилл двух элементов организма: с одной стороны, кровяные шарики захватывают с помощью псевдоподий плавающих в крови бацилл; внутри кровяных шариков бациллы быстро разрушаются.

* Annales de l'Inst. Pasteur, 1888, стр. 165.

** Там же, 1889, стр. 265.

*** Comptes rendus de l'Académie des Sciences, т. CIII, стр. 952.

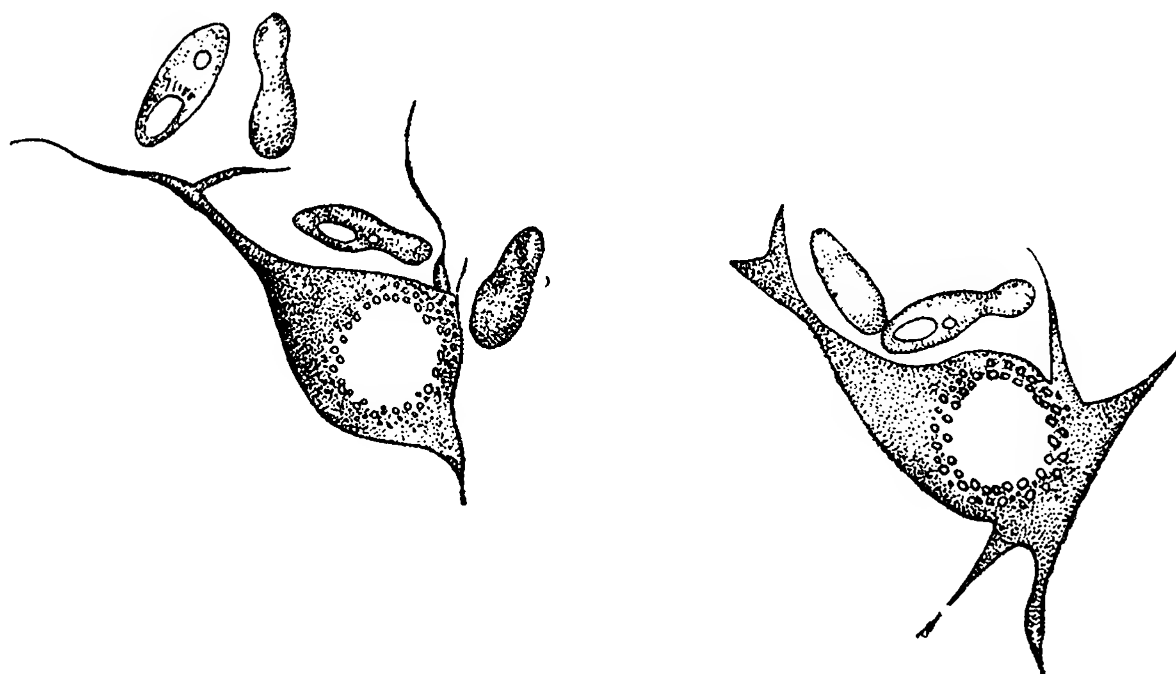
С другой стороны, на бацилл действуют элементы перикардиальной ткани, состоящие из больших многоядерных клеток. Эти последние окружают сердце или спинной сосуд в виде пластинок или более или менее развитых клеточных шнуров, смотря по типу животного. Перикардиальная ткань имеет способность удерживать бацилл, гонимых кровью, и захватывать их внутрь составляющих ее клеток, где они и разрушаются, как в кровяных тельцах» (стр. 953).

Насекомые очень редко бывают подвержены эпидемиям бактериального происхождения, хотя и чувствительны к инфекциям, производимым очень распространенными и с виду совсем безвредными бактериями. Причина заключается, вероятно, в том, что бактерии не могут проникнуть сквозь твердые кутикулярные стенки, одевающие кожу, кишечный канал и трахеи насекомых. Кроме flacherie — болезни шелковичного червя, открытой Пастером и поражающей кишечный канал, [202] существуют у личинок насекомых и некоторые другие болезни, причиняемые бактериями. Так, личинка Anisoplia austriaca, в южной России, заражается бациллой, очень напоминающей по своей удлиненной форме бациллу сибирской язвы. При начале заболевания зараженные личинки ничем не отличаются от нормальных и только после полного заражения крови они проявляют признаки болезни, за которыми скоро следует смерть.

Гораздо чаще встречаются болезни, вызываемые грибами или спорозоями, т. е. паразитами, лучше бактерий приспособленными к проникновению через хитиновые выделения насекомых. Сила прорастания грибов дает им средство проникать через кутикулярные стенки; спорозои же имеют подвижную амебовидную стадию, допускающую их в наиболее защищенные места.

Конидии грибов при размножении в крови насекомых встречают иногда некоторое сопротивление со стороны фагоцитов. Это можно заключить из наблюдения де-Бари над конидиями Cordiceps militaris, захваченного лейкоцитами гусениц. Но в большинстве случаев нити мицелия и конидии развиваются бес-

препятственно в крови. Это особенно приложимо к Isaria destructor, заражающей Cleonus punctiventris в состоянии личинки, куколки или жука. Зеленая овальная спора паразита прорастает на поверхности организма, выпуская маленькую нить. Эта последняя с трудом протыкает кутикулу, которая буреет вокруг укола, сделанного паразитом. Преодолевши препятствие, нить проникает в общую полость, омываемую кровью, и беспрепятственно размножается там. Лейкоциты приближаются иногда

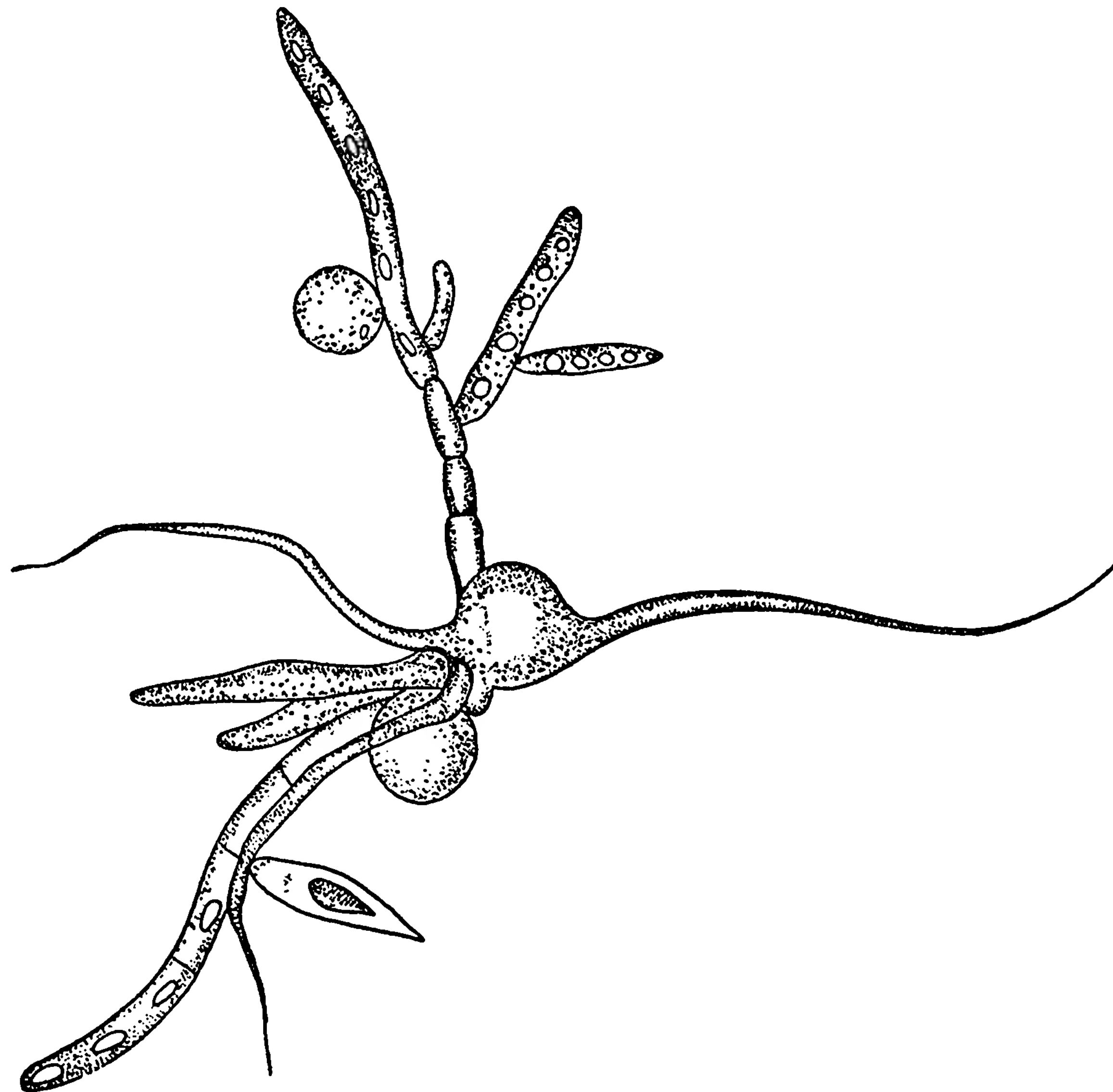


Фиг. 44. Лейкоцит Cleonus, взятый в двух различных фазах своего движения. Рядом — непоглощенные конидии Isaria.

к нити или к конидиям, оторванным от этой последней, но не захватывают паразитов (фиг. 44, 45). Таким образом, паразиты заражают все животное и превращают его в твердую массу, столь характерную для трупов насекомых, умерших от различного рода «мюскардин». Эти эпидемии производят часто громадные опустошения среди насекомых. Припомним потери, причиненные когда-то мюскардиной шелковичного червя. Эпидемия, производимая Isaria destructor, захватывает некоторые виды жуков, а именно Cleonus punctiventris. Часто больше половины этих насекомых, столь вредных для свекловицы, погибает от этих паразитов. Владетели свекловичных плантаций юго-западной России по смертности, причиняемой среди Cleonus «зеленой мюскардиной», делают расчет о количестве семян, нужных для

посева. Они пришли к убеждению, что без естественной помощи Isaria destructor разведение свекловицы в вышеназванной местности было бы невозможно.

Болезни насекомых, причиняемые спорозоями, особенно *пебрина* шелковичного червя, еще не были изучены с точки



Фиг. 45. Свободные конидии Isaria в самом близком соседстве с лейкоцитами Cleonus.

зрения сравнительной патологии воспаления. Знают,* что болезнь эта производится микроспоридией и что ее амебовидное состояние позволяет ей проникнуть во внутренность различных клеток, как, например, в молодые яйцевые клетки; но не исследовали еще вопроса о том, вступает ли паразит в борьбу с фагоцитами. У дафний, точно так же подверженных нападению микроспоридий, сопротивление лейкоцитов очень слабо и проявляется только по отношению к спорам. Амебовидная стадия разви-

* См. особенно Бальбиани. Leçons sur les sprozoaires, 1884, стр. 150 и сл.

вается в самом близком соседстве с лейкоцитами, и эти последние не принимают никакого участия в ходе развития болезни. Микроспоридии, свободно развивающиеся в общей полости тела дафнии, переполняют в конце концов все животное, совсем не разрушая лейкоцитов. Последние циркулируют в крови и временно укрепляются на поверхности паразита, как на какомнибудь совершенно безвредном теле.

Резюмируя эту главу о явлениях реакции беспозвоночных, снабженных амебовидными и фагоцитными кровяными шариками, мы должны будем заключить, что все они имеют способность производить скопление фагоцитов вокруг поврежденного места. Воспалительная реакция происходит вследствие всякого рода повреждений (прижигание, введение заноз, укусы и т. д.). Она проявляется также в различных инфекциях, как, например, у дафний, зараженных monospora. В случаях распространенного воспалительного фагоцитоза лейкоциты разносятся кровяным потоком, и, благодаря своей чувствительности, фиксируются в месте повреждения. Полостное кровообращение облегчает приток лейкоцитов и делает бесполезным специальное приспособление для прохода этих клеток, как мы это видели у позвоночных.

Но часто лейкоциты имеют отрицательную чувствительность, что очень благоприятствует доступу разного рода паразитов. В подобных случаях главным образом хитиновые выделения, покрывающие животное, защищают его от вторжения паразитов. Мы встречаем у членистоногих средство защиты, подобное виденному нами у нематод и у растений, но только представители этого типа беспозвоночных очень редко лишены фагоцитов; в большинстве случаев членистоногие представляют уже более или менее развитую систему фагоцитной защиты.



ЛЕКЦИЯ СЕДЬМАЯ

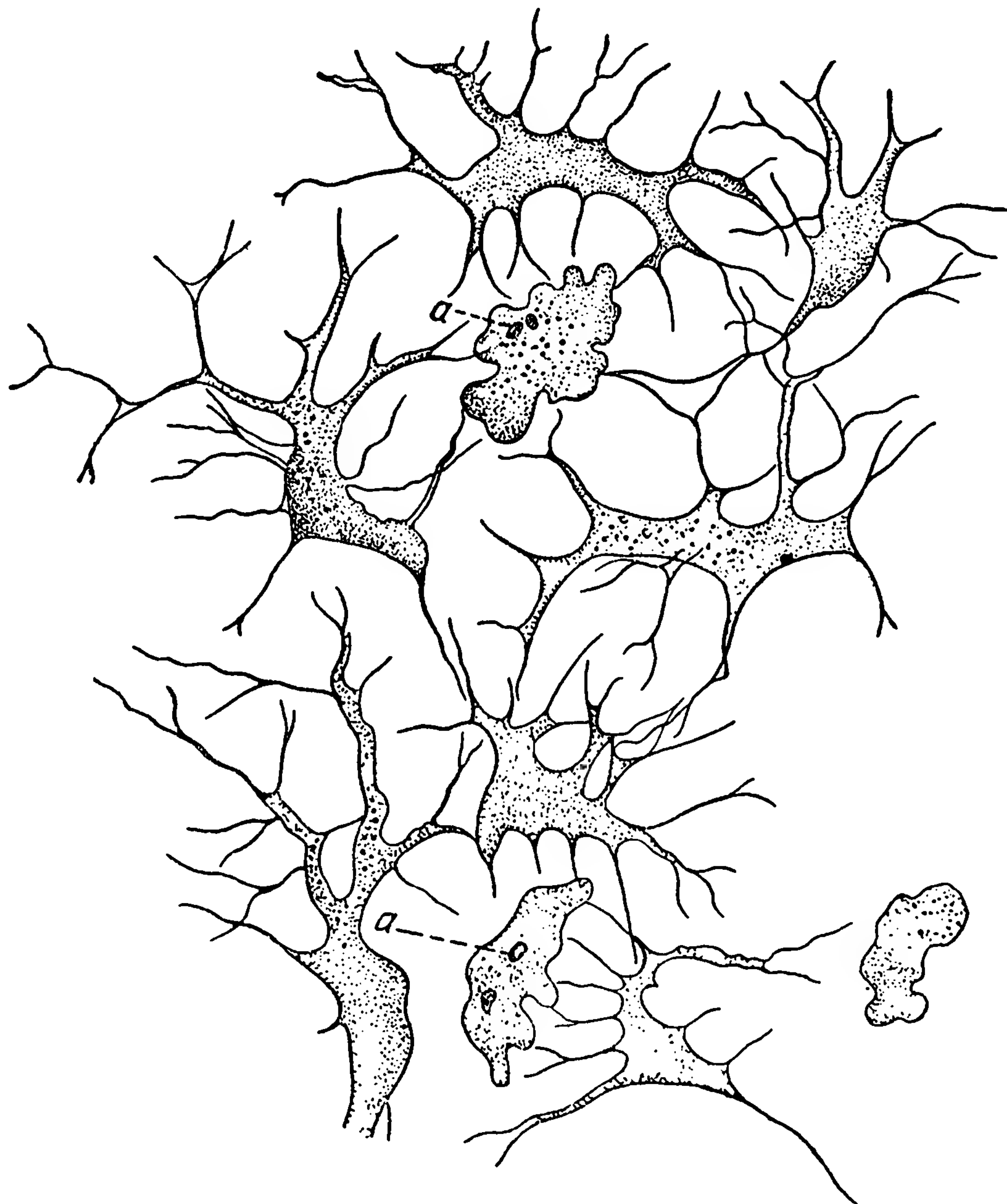
Позвоночные.— Амфиоксус.— Зародыши аксолотов.— Молодые личинки хвостатых амфибий.— Сравнение с беспозвоночными.— Головастики. — Диапедез. — Блуждающие клетки.— Неподвижные клетки.— Фагоцитарные свойства лейкоцитов.— Можно ли причислить неподвижные клетки к фагоцитам? — Превращение лейкоцитов в неподвижные клетки.— Участь непревращенных лейкоцитов.— Эволюция воспаления в организованном мире

Amphioxus lanceolatus, единственный из ныне живущих низших позвоночных, резко отличается в патологическом отношении от всех своих родичей. Он совершенно лишен каких бы то ни было кровяных телец и имеет только очень незначительное количество соединительнотканных подвижных клеток. Поэтому все попытки вызвать у него воспалительные явления давали отрицательный результат. Ни прижигание ляписом, ни поранение острым лезвием не вызывают видимой реакции. Это, несомненно, находится в связи с тем, что покровы *амфиоксуса* в высшей степени плотны и служат ему надежной защитой. В этом отношении он приближается к нематодам, к другим животным и даже растениям, выделяющим защитительные оболочки.

Чтобы встретить у позвоночных реакционные явления, подобные тем, которые мы видели у беспозвоночных, снабженных мезодермой, надо обратиться к классу рыб. Все представители этого класса обнаруживают точно такие же воспалительные явления, как и высшие позвоночные. Но так как исследование на живых рыбах очень затруднительно, то лучше прямо перейти

к амфибиям. Личинки их могут служить классическим объектом исследования. Всего лучше изучать воспалительные явления позвоночных на хвостовом плавнике личинок хвостатых (тритон и аксолот) и на головастиках бесхвостых.

Начнем наши наблюдения с хвостатых, низшей группы амфибий.



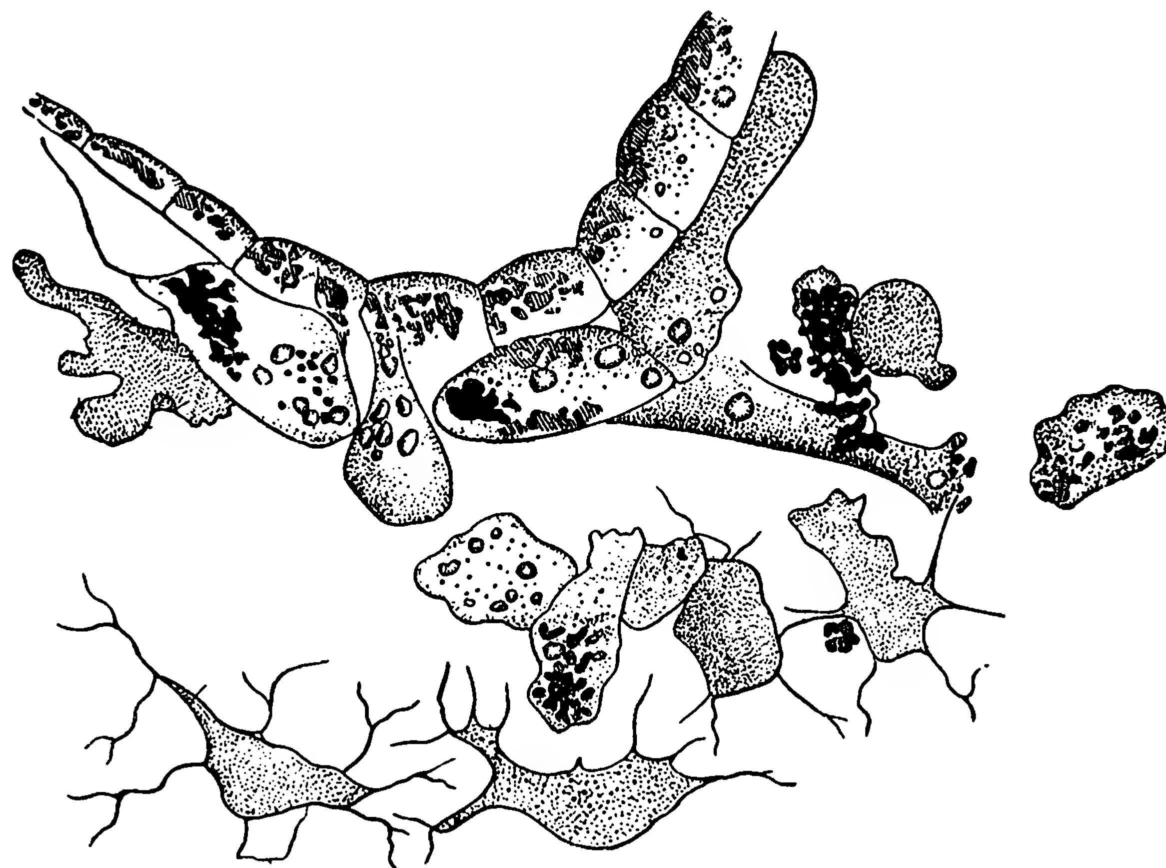
Фиг. 46. Соединительная ткань плавника зародыша аксолота.

а — подвижные клетки.

Я всегда употреблял белых аксолотов как наиболее удобных для исследования воспаления. Зачаток плавника их зародыша совершенно лишен кровеносных и лимфатических сосудов. Зачаток этот состоит, помимо эпидермиса, из слоя мезодермических клеток, которые очень часто распадаются на две категории. Одни клетки неподвижны, с разветвленными отростками в виде оленьего рога; другие же подвижны, с более

толстыми отростками, мало или вовсе не разветвленными. Хотя большая часть соединительной ткани состоит из неподвижных клеток, блуждающие клетки, однако, встречаются в довольно большом количестве (фиг. 46).

Десяти- и пятнадцатидневные зародыши аксолота, освобожденные от яйцевых оболочек, легко живут в аквариумах и могут служить для опытов над воспалением.



Фиг. 47. Воспаленный участок зародыша аксолота.

Возьмем кусочек ляписа и дотронемся им до края плавника предварительно кураризированного зародыша. Мы произведем очень ограниченный обжог; смоем затем избыток ляписа струей соленой воды. Вместо обжога можно произвести легкое повреждение плавника уколом иглы, предварительно погруженной в порошок кармина или индиго.

Оба эти способа убивают известное число клеток и обнажают часть плавника, которая разбухает от действия воды. Это действие передается также соседним клеткам; повреждение их выражается в том, что содержимое, особенно звездчатых клеток, становится менее преломляющим свет и наполняется вакуолями. Через короткое время после операции известное количество блуждающих клеток направляется к пораненному месту.

Эпидермис же стягивается, закрывая рану. Уже на другой день на месте повреждения наблюдается значительное, хотя и не обильное, скопление блуждающих соединительнотканных клеток. Они поглощают остатки разрушенных клеток и порошок краски, проникший в рану (фиг. 47). Некоторые из скопившихся клеток находятся на стадии кариокинетического деления. Явление это, однако, слишком редко, чтобы можно было им объяснить происхождение многих клеток на месте повреждения. Такая гипотеза, впрочем, становится лишней ввиду прямого наблюдения притока блуждающих клеток к оперированному месту. Звездчатые клетки, за которыми можно следить изо дня в день на одном и том же животном, играют при этом совершенно пассивную роль.

Происходящие в них кариокинетические деления ничем не отличаются от подобных же явлений в других пунктах плавника. Кровеносные сосуды также не играют никакой роли в явлениях, следующих за повреждением. Сосуды эти проходят в хвостовой части в виде двух больших стволов, посылающих в плавник только тоненькие ветви, лишенные кровообращения.

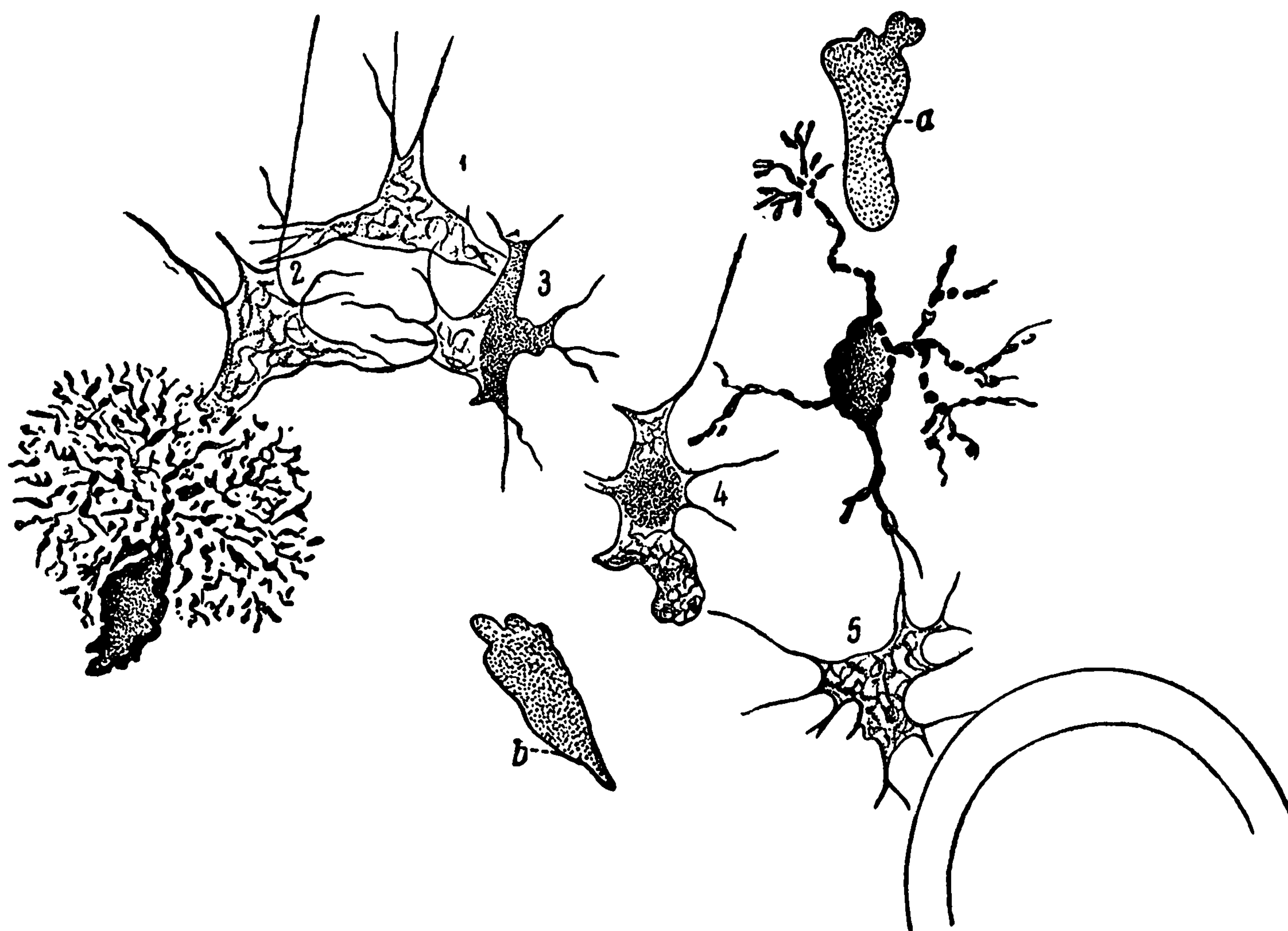
Итак, у зародыша позвоночного реакционные явления производятся исключительно соединительнотканными подвижными клетками, без всякого вмешательства сосудов или белых кровяных шариков.

Аналогия описанного явления с реакцией после повреждения у медуз и личинок иглокожих — неоспорима. Как здесь, так и там происходит скопление соединительнотканных фагоцитов у места повреждения.

Подобные же явления наблюдаются у молодых личинок аксолота и тритона, хвостовой плавник которых снабжен кровеносными сосудами. Последние, однако, относительно настолько малы, что крупные лейкоциты с трудом могут проходить сквозь их стенки. К тому же движение их затруднено чрезвычайно большими красными кровяными шариками. Поэтому миграция происходит только в очень редких случаях, и мы наблюдаем следующее странное явление. Сосуды, находящиеся по

соседству с поранением, остаются совершенно пассивными (не замечается даже видимого расширения их); напротив, блуждающие соединительнотканные клетки притекают к оперированной области.

Ввиду важности воспалительной реакции без участия сосудов у позвоночных, я остановлюсь еще на описании

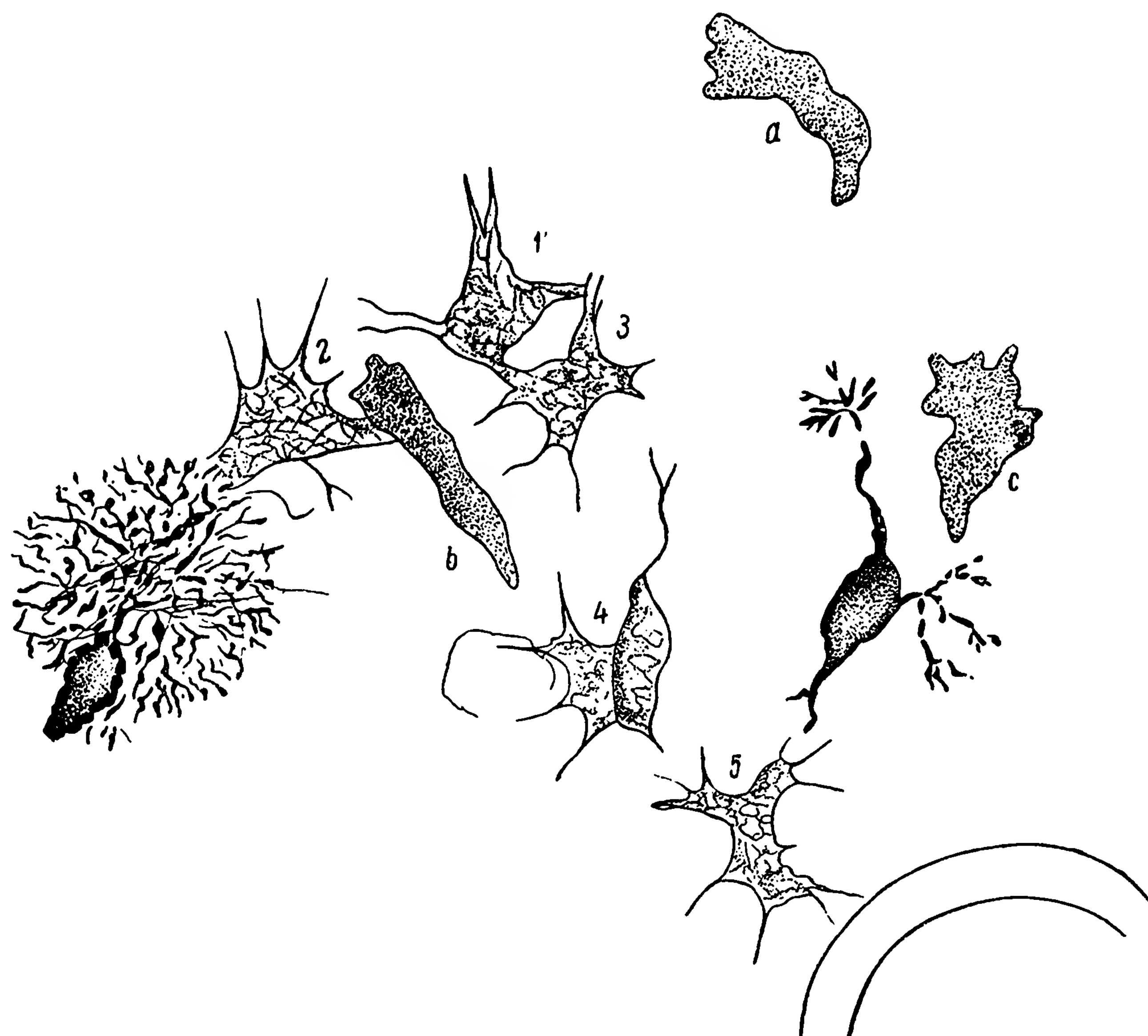


Фиг. 48. Участок хвостового плавника личинки тритона через $^1/_4$ часа после прижигания ляписом.

1 — *5* — неподвижные клетки; *a*, *b* — блуждающие клетки.

воспаления у молодых личинок Triton taeniatus. Край хвостового плавника такой личинки был прижжен маленьким кристаллом ляписа и тотчас обмыт раствором поваренной соли и чистой водой. Поэтому повреждение распространилось на небольшое только число эпидермических и соединительнотканных клеток. Соседние звездчатые клетки стали менее преломляющими свет; они насытились жидкостью, вследствие чего в их протоплазме появились вакуоли и отростки их укоротились (фиг. 48). Две из соседних блуждающих соединительнотканных клеток направились к поврежденному участку. В одной из близлежащих

петель кровеносного сосуда кровообращение совершенно прекратилось. Через три четверти часа после операции количество блуждающих клеток несколько увеличилось в ближайшей области поранения. Все они переместились по направлению к прижженному месту (фиг. 49).

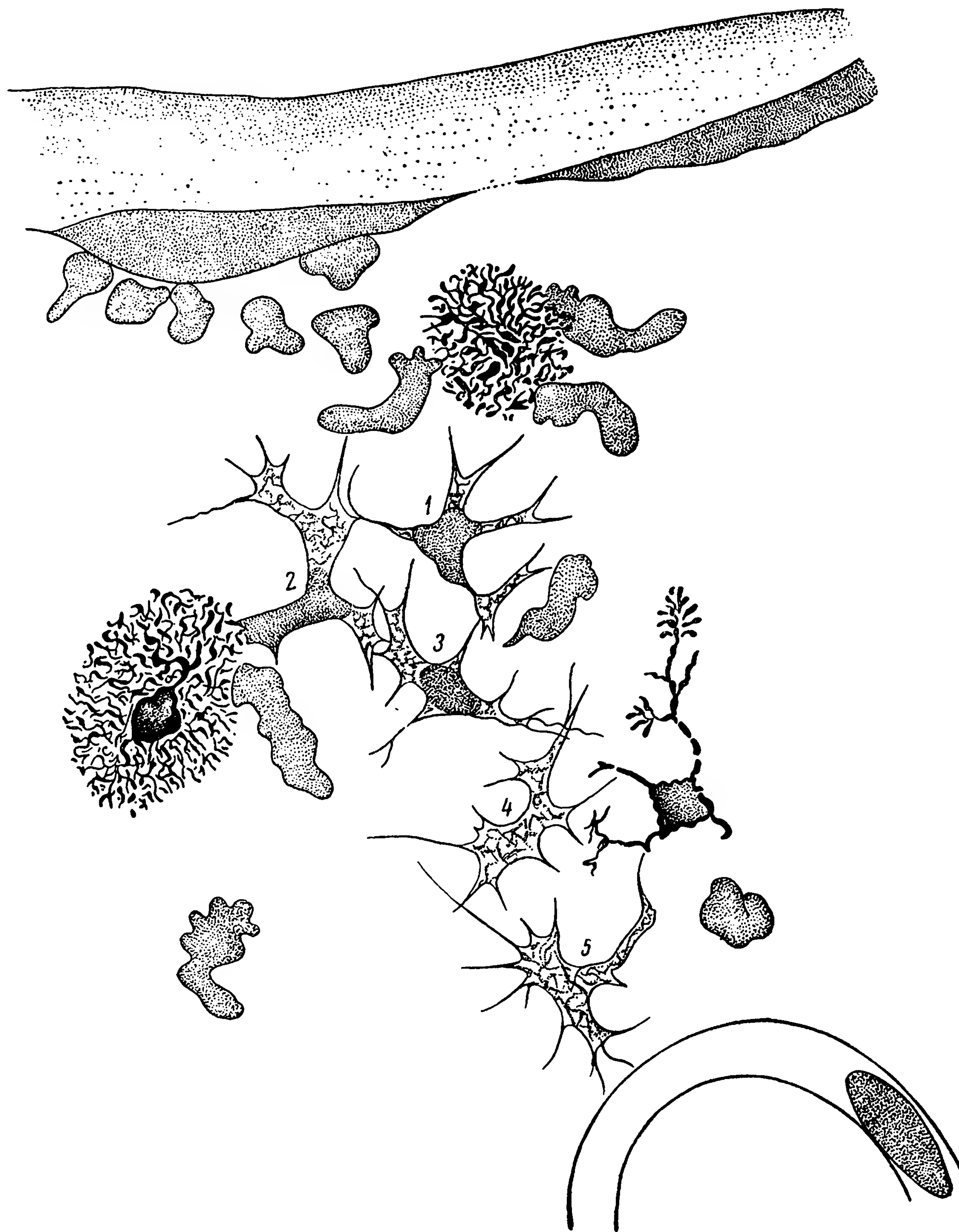


Фиг. 49. То же через $^3/_4$ часа после прижигания.
1—5 — неподвижные клетки; *a*, *b*, *c* — блуждающие клетки.

Через три часа после начала опыта звездчатые клетки, сохранившие свое прежнее положение, получили вновь нормальную преломляемость. Они только обнаруживали некоторое изменение формы своих мельчайших разветвлений.

Число блуждающих клеток еще более увеличилось, но исключительно на счет соседней соединительной ткани. Кровообращение сосудов не изменилось, и в них не видно было никаких следов диапедеза. Через 5 часов после прижигания струп, образованный омертвелым эпидермисом, отпал и обнаружил новый эпидермический слой. Под ним наблюдалось скопление

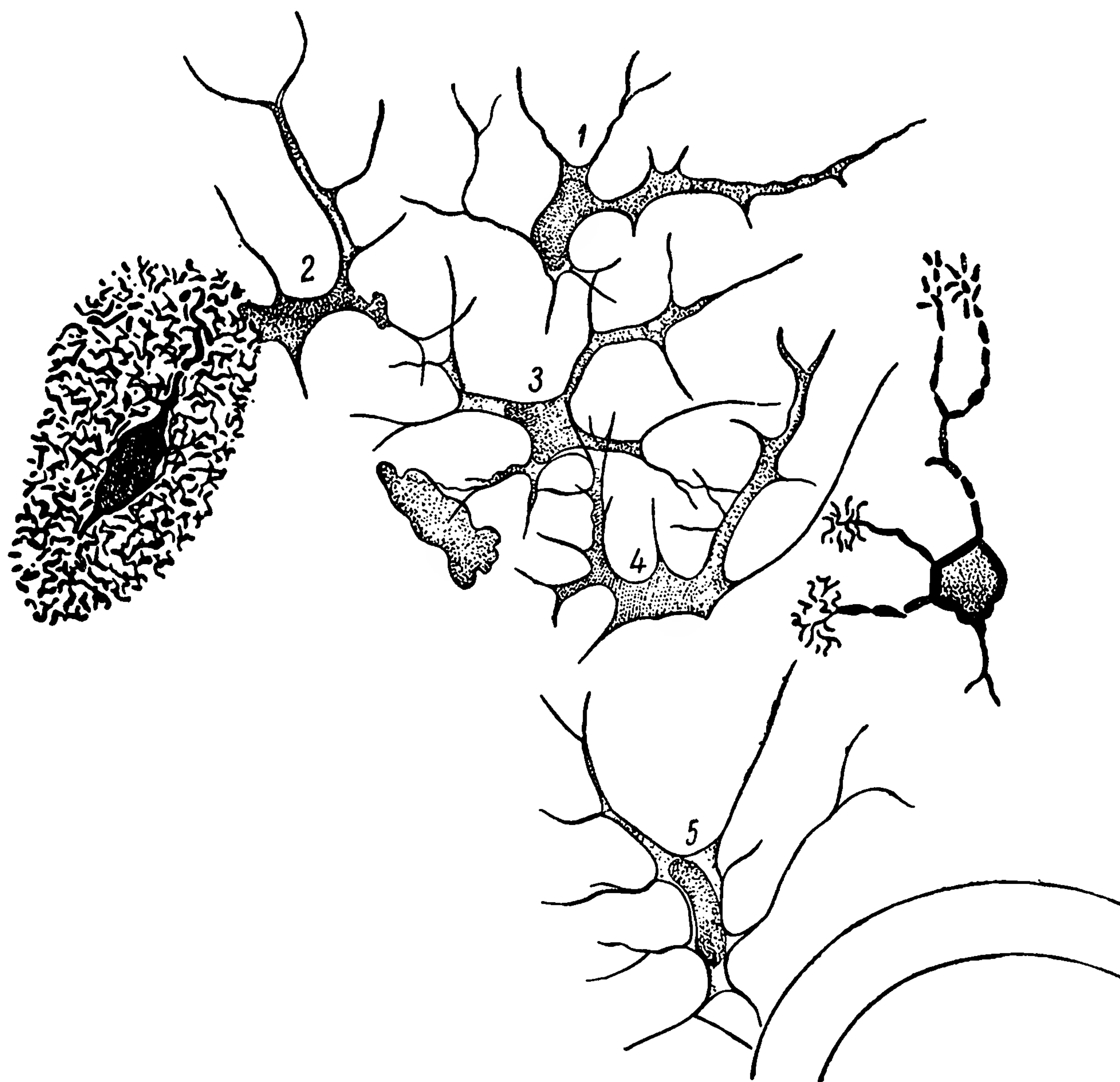
известного количества блуждающих клеток (фиг. 50). Другие подвижные клетки передвигались в том же направлении, как



Фиг. 50. Тот же участок через 5 часов после прижигания.
1—5 — те же неподвижные клетки, как на фиг. 48, 49.

и в начале опыта, неподвижные же оставались неизменными. Кровообращение петли соседнего сосуда возобновилось, но диапедеза не обнаружилось. На следующий день поврежденная

область вполне зажила. Звездчатые клетки (фиг. 51) вернулись к своему нормальному состоянию, и отростки их вновь приняли форму оленьего рога. Блуждающие клетки в соединительной ткани были так же немногочисленны, как в нормальном состоянии. Часть их оставалась скопленной под возобновленным эпидермисом.



Фиг. 51. Тот же участок через 24 часа после прижигания.
1—5 — те же фиксированные клетки, как на фиг. 48—50.

Ввиду такого быстрого заживления, прижигание было повторено на том же месте, но только сильнее. Неподвижные клетки обнаружили тотчас те же изменения, как и в первый раз; тело этих клеток разбухло, стало менее преломляющим, и в нем появились вакуоли; отростки же значительно укоротились. Кровообращение нескольких сосудистых петель прекратилось. Несмотря на силу повреждения, диапедез обнаружился только в самой незначительной степени. В течение пятичасового

наблюдения я проследил выхождение одного только лейкоцита сквозь стенку сосуда. Это, однако, не помешало скоплению блуждающих клеток, часть которых направилась к поврежденному месту.

Подобные наблюдения, повторяемые в течение нескольких лет и дававшие всегда тот же результат, ясно доказали возможность воспаления у позвоночных без вмешательства сосудистой и нервной систем. Это явление, чисто клеточного свойства, можно поставить рядом с воспалительной реакцией кольчатых червей.

Итак, генеалогическая картина воспаления, выясненная из наблюдений реактивных явлений у беспозвоночных, может быть дополнена исследованиями зародышей и молодых личиночных состояний позвоночных. Добытые факты доказывают, что первоначально реакция организма против повреждений была по существу сходна у обеих групп животного царства. Но в то время как у беспозвоночных она осталась неизменной, у позвоночных реакция эта заменилась гораздо более сложными явлениями. Уже у взрослых личинок тритона и аксолота — с большим количеством кровеносных сосудов, достаточно крупных, чтобы дать свободный проход лейкоцитам,— воспалительная реакция происходит классическим путем.

Вследствие описанных повреждений кровообращение сначала ускоряется, а затем замедляется. Лейкоциты принимают периферическое положение в сосудах и затем мигрируют из них к месту повреждения.

Эти явления всего удобнее изучать на головастиках различных батрахий. У некоторых из них (как у Bombinator igneus) значительная величина и прозрачность плавников позволяют подробное наблюдение. Вызвав воспаление прижиганием маленьким куском ляписа, простым уколом или каким бы то ни было другим повреждением, можно на живом головастике проследить всю серию воспалительных и восстановительных явлений. Исследование это может быть продолжено в течение нескольких дней или недель. Такой способ представляет большое

преимущество перед исследованием брыжейки или языка лягушки. Чтобы фиксировать какую-нибудь стадию, прибегают к методу Ранвье: * погружают целого головастика в алкоголь, разбавленный на $^2/_3$ водою. После нескольких часов пребывания [головастика] в этой жидкости можно кисточкой снять весь слой эпидермиса. Тогда отделяют хвост от туловища и погружают его в ту же жидкость, к которой прибавляют несколько капель водного раствора везувина. Окрашивание совершается в несколько минут, так что промытый водою препарат может быть тотчас исследован в ней же. Это избавляет от необходимости обезвоживать его и заключать в бальзам.

Плавник головастиков представляет резкие анатомические отличия сравнительно с плавниками молодых личинок тритона и аксолота.

Кровеносные сосуды первых гораздо многочисленнее и богаче разветвлениями. Наоборот, в нормальной соединительной ткани головастика гораздо меньше блуждающих клеток. Кроме того, все гистологические элементы — как соединительнотканные клетки, так белые и красные кровяные шарики — меньших размеров. Соединение всех этих особенностей у головастика представляет удобные условия для миграции лейкоцитов. И действительно, последняя очень легко вызывается различными повреждениями. Мне удавалось вызвать ее как отрезыванием кончика хвоста, так и введением острого постороннего тела или прижиганием ляписом. Воспалительные явления обнаруживаются иногда уже через четверть часа после операции. При этом наблюдается расширение сосудов и значительная миграция клеток. В случае продолжительного раздражения, как, например, при введении занозы, воспалительную миграцию можно наблюдать в течение нескольких дней подряд. Она приводит к гораздо большему скоплению лейкоцитов у поврежденного места, чем при тех же условиях у молодых личинок тритона или аксолота. Сравнение реакционных явлений у хвостатых

* Traité téchnique d'histologie, изд. 2-е, 1889.

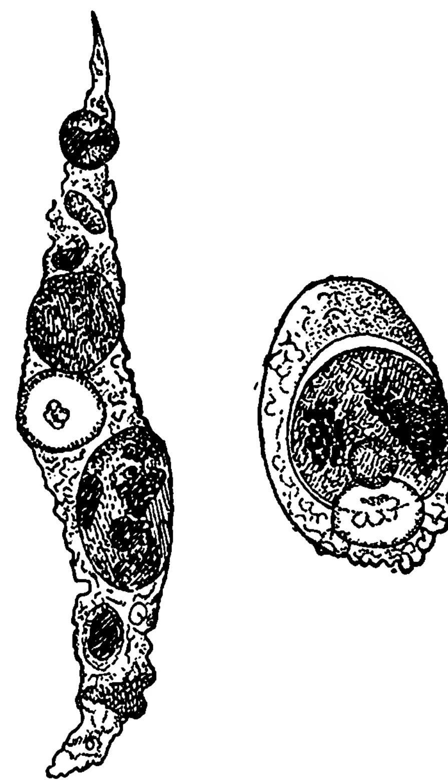
амфибий и у головастиков бесхвостых ясно показывает, что реакция эта значительно усиливается от вмешательства кровеносной системы.

Очень вероятно, что соединительнотканные блуждающие клетки также направляются к поврежденному месту. Но так как число их очень ограничено, то роль этих элементов совершенно сглаживается рядом с массой мигрировавших лейкоцитов. Неподвижные соединительнотканные клетки обнаруживают те же изменения, как и у тритона. Под влиянием раздражения они тотчас разбухают, делаются менее светопреломляющими, наполняются вакуолями, отростки их укорачиваются и теряют разветвления. Но вскоре эти клетки вполне восстановляются, сохраняя свою неподвижность и остальные характерные свойства.

Блуждающие клетки молодых хвостатых и лейкоциты головастиков и более взрослых личинок хвостатых, скопленные у места повреждения, тотчас обнаруживают свои фагоцитные свойства. Скопившиеся фагоциты эти жадно поглощают введенные с более крупными телами или просто втертые в рану зерна краски, а также остатки умерщвленных пигментных и других клеток.

В своей работе о воспалении амфибий (Biolog. Centralbl., 1883) я настаивал и на том факте, что неподвижные звездчатые клетки соединительной ткани также обладают фагоцитными свойствами. После нескольких дней воспалительного процесса в плавнике в нем легко можно видеть клетки, заключающие в своей протоплазме посторонние тела, как, например, зерна кармина или остатки красных кровяных шариков. Клетки эти снабжены отростками, разветвленными наподобие оленьих рогов, и сходны с неподвижными, звездчатыми элементами. Из этих фактов, подтвержденных мною в несколько приемов, я вывел, что неподвижные клетки — такие же фагоциты, как и блуждающие. Но с тех пор мне пришлось убедиться в неверности этого объяснения. Несмотря на многочисленные попытки, мне никогда не удавалось констатировать захватывания посторонних тел про-

топлазматическими отростками неподвижных клеток. Исследования, предпринятые в этом направлении и повторенные в течение нескольких лет, убедили меня в том, что готовые, неподвижные клетки никогда не поглощают карминовых зерен или других посторонних тел. Если эти последние оказываются них, то они были поглощены во время более ранних стадий, когда неподвижные клетки были еще подвижными фагоцитами. Такие факты служат прямым доказательством перехода блуждающих клеток в неподвижные элементы. Хотя вывод этот находится в противоречии с почти единогласным мнением всех патологов, тем не менее он вполне реален.[203] Не следует, однако, заключать, что все скопившиеся на месте повреждения блуждающие клетки превращаются в неподвижные, звездчатые элементы.



Фиг. 52. Фагоциты, содержащие в себе другие фагоциты. Плавник головастика Bombinator.

Большое число фагоцитов не изменяется таким образом. Многие из них погибают и поедаются другими фагоцитами, как это всегда видно несколько дней после начала воспаления (фиг. 52). Кроме того, некоторые подвижные клетки проникают в эпидермис, откуда они освобождаются наружу и погибают в окружающей воде; наконец, другие проникают в лимфатические сосуды (табл. I, фиг. 1) и увлекаются потоком лимфы.

Несмотря на полное восстановление, некоторое количество фагоцитов остается все-таки на месте повреждения. В тех случаях, когда раздражитель продолжает оставаться в ткани, например, стеклянные трубочки, введенные в соединительную ткань головастиков, некоторое количество мигрирующих лейкоцитов остается в поврежденном месте, окружая постороннее тело иногда в продолжение целых месяцев. Эта картина воспаления у головастика может служить примером

того же самого процесса у других позвоночных, не исключая млекопитающих и даже человека.

Мы подошли теперь к последней степени усложнения воспалительной реакции в животном царстве. Прежде чем рассматривать в подробности этот патологический процесс, необходимо бросить взгляд на эволюцию этого важного явления.

Главная причина воспаления, инфекция, должна быть рассматриваема как борьба двух организованных существ — паразита и его хозяина. Так как эта борьба приводит к приспособлению обеих сторон, то можно допустить, что организм вырабатывает средства для защиты против нападающих. Если одноклеточные организмы, у которых характер борьбы более очевиден, обладают уже средствами защиты, то невозможно допустить, чтобы высшие организмы были их лишены.

Растения, организмы пассивные, защищаются выделением толстых, устойчивых оболочек. Чтобы проникнуть через них, паразит должен принять особенные меры, т. е. выделить ферменты, растворяющие клетчатку, или силой роста оболочку пробуравить. Растения поэтому хорошо защищены против многих паразитов, неспособных к этому.

Паразиты, проникшие в растительную клетку, или другие какие-нибудь вредные деятели причиняют ей смерть. Но если она сама неспособна к возрождению, то другие, незараженные клетки или даже возбужденные раздражающей причиной, размножаются и пополняют недостаток, произведенный смертью непосредственно затронутых клеток.

Итак, в растительном царстве есть первичное повреждение и некроз, есть также восстановление, часто даже сверх нормального, но совсем нет воспаления.

Исключение из этого правила представляют некоторые низшие растения, именно пласмодии миксомицетов, так как они способны к передвижению и внутриклеточному пищеварению. Это последнее свойство, проявляющееся в захватывании и переваривании или выбрасывании вредного деятеля, содействует защите организма. Если оно само по себе не составляет еще вос-

палительной реакции, то по крайней мере представляет ее первоначальный источник.

Итак, воспаление появляется только в животном царстве и медленно развивается, начиная с существ, имеющих мезодерму. Вначале оно ничем не отличается от простого внутриклеточного пищеварения посредством подвижных мезодермических фагоцитов. Так, у губок пищеварительная и воспалительная функция еще соединены вместе. Но вслед за окончательным отделением энтодермы от мезодермы обе эти функции разделяются. Энтодерма функционирует исключительно как орган пищеварения, а мезодерма исполняет роль защиты против вредных деятелей, по возможности переваривая их. Мезодермические фагоциты сохраняют свойство внутриклеточного пищеварения и проявляют его, сливаясь в пласмодии, или просто соединяются, образуя капсулы вокруг паразитов и других посторонних тел. Фагоцитная реакция обнаруживается всеми мезодермическими фагоцитами. Ими бывают главным образом клетки соединительной ткани, перитонеальные элементы и клетки перивисцеральной жидкости или крови. Во всех случаях фагоциты борются с нападающим, захватывая его и переваривая.

Совершенно ясно, что воспаление позвоночных, где фагоциты, выходя из сосудистой системы, направляются к нападающему, отличается только количественно от подобных же явлений у беспозвоночных. Вследствие этого оно должно быть рассматриваемо как реакция организма против вредного деятеля. Итак, существенный источник, *«primum movens», воспаления состоит в фагоцитной реакции животного организма.* Все остальное составляет аксесуары этого явления и выражается в средствах облегчить приток фагоцитов к поврежденному месту.

Явления, приводящие к смерти, как, например, повреждение или первичный некроз, так же как и восстановительные явления, наступающие за воспалением, не относятся к этому последнему и не должны быть смешиваемы с ним.

С точки зрения сущности вопроса совершенно безразлично, с какой именно стадии развития фагоцитной реакции

приписывается этой последней название *воспаления*. Можно ограничить этот термин явлениями, сопровождающимися содействием сосудов, как этого требуют Штриккер,* Розер** и др. В таком случае фагоцитная реакция более взрослых личинок Urodelae войдет в рамку воспаления, тогда как та же реакция только более молодых личинок, где фагоциты доставляются соединительной тканью, не будет называться воспалительной. Или, если придерживаться этимологического значения слова, термин «воспаление» можно было бы применять в тех случаях, когда фагоцитная реакция сопровождается жаром, т. е. его можно бы было применять только к теплокровным животным. Самое важное будет заключаться, как и всегда, в определении естественных отношений явлений и в восстановлении их генеалогического развития.

Общее заключение, к которому привел нас сравнительный обзор фагоцитной реакции, облегчит более подробное изучение воспаления позвоночных.

---

* Allgemeine Pathologie der Infectionskrankheiten, Wien, 1886, стр. 112.

** Entzündung und Heilung, Leipzig, 1886, стр. 58.



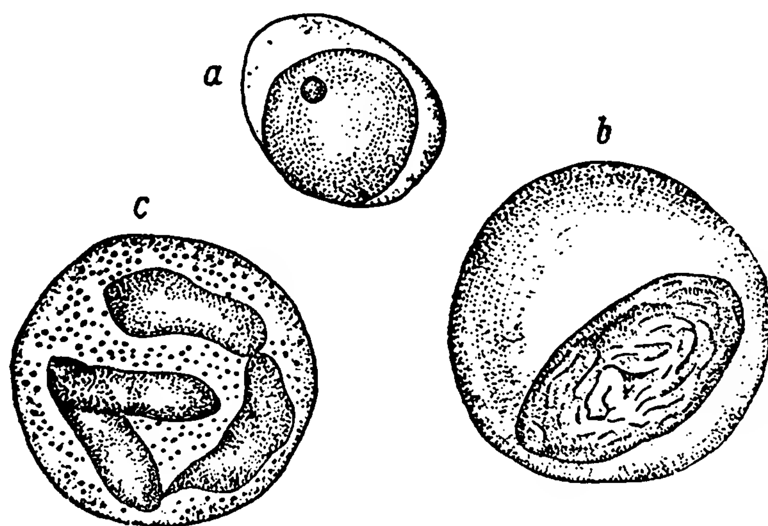
ЛЕКЦИЯ ВОСЬМАЯ

Разновидности лейкоцитов.— Происхождение их различных форм.— Подвижность.— Фагоцитарные свойства.— Состояние поглощенных микробов.— Их жизненность и ядовитость.— Чувствительность лейкоцитов.— Осязательная чувствительность.— Химиотаксия.— Исследования Бухнера.— Лейкоцитоз.— Внутриклеточное пищеварение.— Уничтожение микробов, особенно у невосприимчивых животных.— Воздействие против спор.— Размножение лейкоцитов прямым и посредственным делением.— Прогрессивные изменения.— Слияние лопастей ядра

Для упрощения нашей задачи мы можем рассмотреть отдельно различные части воспалительной реакции у позвоночных. Начнем с главного деятеля этого явления — с *лейкоцитов*.

Таким именем обозначают белые клетки крови и лимфы, клетки, имеющие несколько разновидностей. Между ними встречаются: во-первых, маленькие лейкоциты с большим, круглым ядром и очень небольшим количеством протоплазмы, окружающей его тонким слоем. Эти клетки (фиг. 53, *а*) часто называют *лимфоцитами*, потому что они в большом количестве производятся лимфатическими железами. Они легко принимают различные анилиновые краски. При этом ядро их окрашивается очень сильно, протоплазма же — слабо. Лимфоциты представляют всевозможные переходные формы к крупным одноядерным лейкоцитам, богатым клеточным соком и легко принимающим анилиновые краски. Ядра этих крупных лейкоцитов окрашиваются, однако, слабее ядер лимфоцитов, протоплазма же

так же или, скорее, лучше. Между этими клетками, называемыми *одноядерными лейкоцитами*, встречаются некоторые с овальным (фиг. 53, *b*) или круглым ядром, другие же — с почковидным или бобовидным. Этот вид лейкоцитов очень сходен с известными неподвижными элементами соединительной ткани, а также с эндотелиальными и с клетками селезеночной пульпы. Поэтому часто бывает трудно, особенно вне сосудов, отличить одноядерные лейкоциты от вышеупомянутых клеток.



Фиг. 53. Три формы лейкоцитов.

Две нижеследующие категории лейкоцитов, напротив, легко узнаваемы между всевозможными патологическими элементами. Первые из них — *эозинофильные лейкоциты* Эрлиха.

Эти клетки снабжены большей частью лопастным ядром очень разнообразной формы. Протоплазма их заключает крупные зерна, не окрашивающиеся основными анилиновыми красками (как фуксин, метиленовая или генциановая лиловая краска, метиленовая синька, везувин и т. д.). Напротив, они очень хорошо красятся кислыми анилиновыми красками, особенно эозином, принимая от него темнорозовый цвет (табл. III, фиг. 2).

Четвертая группа лейкоцитов представляется наиболее важной как в количественном, так и в качественном отношениях. Представителями ее служат клетки с лопастным ядром, составленным иногда из нескольких отделов. Последние соединены между собою иногда такими тоненькими ядерными нитями (фиг. 53), что представляются как бы отделенными друг от друга; это иногда и бывает в действительности, чем вполне оправдывается название *многоядерных лейкоцитов*. Тем не менее большинство этих клеток имеет одно только ядро, разделенное на несколько лопастей. Формы этого сложного ядра в высшей степени разнообразны. Наиболее распространенные

похожи на лист трилистника или на ягоду малины; иногда же ядро имеет кольцевидную форму.

Лейкоциты эти имеют, кроме ядра, центр притяжения из ахроматических нитей, заключающий маленькое центральное хроматическое тельце. Особенность эта была открыта Флеммингом * в лейкоцитах личинки саламандры (табл. II, фиг. 7).

Многоядерные лейкоциты отличаются от других белых кровяных шариков своим отношением к анилиновым краскам. Последние очень ярко окрашивают ядро, в то время как протоплазма остается почти совершенно бесцветной. Она заключает иногда очень большое количество зерен, окрашивающихся только смесью основных и кислотных красок. Вследствие этого многоядерные лейкоциты часто называются еще *нейтрофильными лейкоцитами*.

Хотя Макс Шульце ** еще в 1865 г. констатировал разнообразие видов лейкоцитов, тем не менее точные исследования их были сделаны только после открытий Эрлиха.*** Сравнение относительного количества лейкоцитов в крови показало, что нейтрофильные клетки значительно многочисленнее других. Так, они одни составляют три четверти всего количества лейкоцитов.

Сначала думали, что разновидности лейкоцитов соответствуют различному происхождению их: маленькие клетки производятся лимфатическими железами, другие же лейкоциты возникают в костном мозгу. Поэтому хотели подразделить эти клетки на две группы: *лимфоциты* и *миелоциты*. Однако пришлось казаться от подобной классификации. Во-первых, маленькие клетки производятся не одними лимфатическими железами, но и другими органами, как, например, селезенкой и костным мозгом; во-вторых, все остальные разновидности лейкоцитов

* Archiv f. mikrosk. Anat., т. XXXVII, 1891, стр. 249, табл. XIII и XIV.

** Archiv f. microsk. Anat., т. I, 1865.

*** Замечательные труды Эрлиха собраны в Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes, Berlin, 1891.

вовсе не производятся исключительно костным мозгом. Последним, как доказал Эрлих, главным образом производятся эозинофильные лейкоциты. Таким образом, анормальное количество этих кровяных шариков при остеомиелитической лейкемии может указывать на болезненное состояние костного мозга. Что же касается обыкновенных многоядерных, нейтрофильных лейкоцитов, то они развиваются в самой крови на счет молодых клеток, происходящих из различных органов. На этом факте особенно настаивает Усков.*

Исследуя вопрос о происхождении лейкоцитов, не следует упускать из виду, что эти клетки встречаются уже в крови круглоротых низших рыб, не имеющих ни лимфатических желез, ни костного мозга, ни селезенки. У них лейкоциты происходят из мезодермических клеток зародыша и, может быть, из эндотелия кровеносных сосудов.

Либеркюн первый доказал, что лейкоциты—подвижные клетки, способные выдвигать протоплазматические отростки и ползающие наподобие амеб. Этим свойством обладают все лейкоциты. Оно всего менее развито у лимфоцитов, самых молодых из белых кровяных шариков. Последние не в состоянии поглощать посторонние тела, т. е. играть роль фагоцитов. Точно так же никогда не наблюдали фагоцитарной деятельности эозинофильных лейкоцитов. Поэтому, по всей вероятности, их столь характеристичная зернистость получается не извне, а вырабатывается в самой клетке. (У пресмыкающихся и птиц зерна эозинофильных клеток часто имеют вид палочек или кристаллов). Что касается двух остальных разновидностей — одноядерных и нейтрофильных лейкоцитов, — то они, напротив, отличаются резко выраженными фагоцитарными свойствами. Даже вне организма эти амебовидные клетки очень легко захватывают посторонние тела. Часто они буквально набиты различными зернами. Подобно амебам, они поглощают не только инертные тела, как кармин и другие вещества, мало или вовсе нераствори-

* Кровь как ткань. Петербург, 1890.

мые в окружающей их жидкости, но и живые тела. Так, лейкоциты лягушки поглощают бацилл, производящих септицемию. Живое состояние этих бацилл легко может быть доказано благодаря их подвижности, продолжающейся даже в пищеварительных вакуолях лейкоцитов.* То же самое видно при наблюдении лейкоцитов, наполненных бактериями и перенесенных в бульон или другую питательную для микробов, но вредную для лейкоцитов среду. Так, бациллы сибирской язвы, поглощенные лейкоцитами голубя (животного, мало чувствительного к сибирской язве), очень хорошо растут в бульоне. Они прободают оболочку лейкоцитов и вырастают в длинные нити,** этим ясно доказывается, что они были поглощены живыми. Подобный же факт наблюдается и относительно других бактерий, например, Vibrio Metchnikowii. Если из организма невосприимчивой морской свинки мы добудем лейкоцитов, поглотивших эти бактерии, и поставим их в неблагоприятные условия, то увидим, что бактерии Vibrio Metchnikowii станут свободно развиваться в экссудате.*** Вообще очень часто наблюдается поглощение микробов лейкоцитами различных восприимчивых и невосприимчивых животных. Мы видим это относительно микробов туберкулеза, свиной краснухи, мышиной септицемии и т. д.

Но, несмотря на полную доказательность того, что живые микробы поглощаются лейкоцитами, не следует заключать, чтобы эти клетки могли поглощать всяких микробов без исключения. Во многих случаях лейкоциты животных, очень чувствительных к известным бактериям, не поглощают их, несмотря на непосредственное соприкосновение с ними. Мы видим это на лейкоцитах мышей и морских свинок по отношению к сибиреязвенной бактеридии, на лейкоцитах голубей и кроликов по отношению к куриной холере, на лейкоцитах морских свинок, чувствительных к септицемии, причиняемой вибрионами, и т. д.

* См. Biologisches Centralblatt, 1883, стр. 562.
** Annales de l'Inst. Pasteur, 1890, стр. 80.
*** Там же, 1890, стр. 471.

Итак, лейкоциты как бы отвергают некоторых вредных для них микробов, подобно тому как делают это пласмодии относительно иных веществ. Аналогичная реакция наблюдается также у энтодермических клеток губок, мешающих проникновению вредных тел внутрь организма. Из этих фактов сделан был вывод, что лейкоциты вообще способны поглощать микробов, только предварительно лишенных вирулентности. Но этот вывод также неоснователен, как и утверждение, что лейкоциты поглощают одних мертвых микробов. Во-первых, при многих болезнях, как туберкулез, проказа, мышиная септицемия, свиная краснуха, большинство микробов находится внутри фагоцитов вообще и лейкоцитов в частности. Здесь, следовательно, клетками были поглощены вполне вирулентные микробы. Последние легко поглощаются фагоцитами и у животных, мало чувствительных к туберкулезу, как, например, у крысы. Несмотря на это, поглощенные бациллы, впрыснутые затем в кровь чувствительного животного, как морская свинка, вызывают у нее смертельную чахотку; это служит доказательством того, что бациллы были поглощены фагоцитами, будучи вполне вирулентными. Если мы изолируем наполненный микробами фагоцит у животного, к которым оно нечувствительно (например, лейкоцит голубя, иммунного к сибирской язве), и перенесем его в бульон, то получим культуру, вирулентную для восприимчивых животных.

Из всего этого следует, что лейкоциты способны поглощать вирулентных микробов. Этот общий факт подтверждается еще другим родом доказательств.

Обе группы фагоцитарных лейкоцитов — крупные одноядерные, с одной стороны, и нейтрофильные—с другой, относятся не одинаково к различным микробам. Так, одноядерные лейкоциты человека не поглощают ни рожистых стрептококков, ни гонококков; между тем оба эти микроба легко захватываются многоядерными нейтрофильными лейкоцитами.* Этот выбор микробов одноядерными лейкоцитами показывает, что избегае-

* Virchow's Archiv, т. CVII, 1887, стр. 722.

мые микробы не пассивны, как многие тела, легко поглощаемые фагоцитами.

Наоборот, бациллы проказы, никогда не поглощаемые многоядерными нейтрофильными лейкоцитами, легко поедаются одноядерными клетками.* Эти две разновидности лейкоцитов имеют, очевидно, различную чувствительность, химиотаксию, к разным видам микробов. Уже на основании изучения фагоцитоза подвижных амебовидных клеток можно было предположить, что различные влияния могут действовать на протоплазму лейкоцитов на расстоянии.** Но только в 1888 г. Лебер*** первый решился дать точное объяснение роли химиотаксии у фагоцитов. Они производил свои наблюдения над кератитом, вызванным кристаллическим веществом из культуры Staphylococcus aureus. Ему удалось доказать, что лейкоциты при этом притягиваются на расстоянии к месту, куда было введено вещество. Он нашел, что маленькие стеклянные трубки, заключающие это вещество и введенные в переднюю камеру глаза кролика, наполнялись массой лейкоцитов; при этом, вследствие положения трубочек, лейкоцитам приходилось двигаться снизу вверх, т. е. преодолевать влияние собственного веса.

Это важное открытие послужило исходной точкой целого ряда исследований. Они единогласно доказали существование химиотаксических свойств у лейкоцитов, подобных тем, которые мы видели у пласмодиев и других низших организмов.

Сначала Любарш**** показал, что лейкоциты лягушки легче привлекаются живыми бактеридиями, чем убитыми помощью

---

* Там же, стр. 228, и Савченко [в] «Ziegler's Beiträge zur pathologischen Anatomie», т. IX, 1890, стр. 252.

** Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung. Arbeiten des zool. Inst. d. Univ. zu Wien, т. V, 1883, стр. 159. [204]

*** Fortschritte d. Medizin, т. VI, 1888, стр. 460. Также большой труд Лебера «Die Entstehung der Entzündung», напечатанный в Лейпциге, в мае 1891 г. Я не могу цитировать эту монографию так часто, как бы хотел, потому что она появилась, когда моя работа была уже написана.

**** Fortschritte d. Medizin, т. VI, 1888 № 4 и Centralbl. f. Bakteriologie, т. VI, №№ 18—20.

высокой температуры. Затем Пекельгаринг* констатировал, что лейкоциты лягушки гораздо сильнее притягиваются сибиреязвенными бациллами, чем каким-нибудь инертным веществом, как, например, волокнами ваты. Много очень интересных фактов было выяснено Массаром и Борде.** Они доказали, что лейкоциты лягушки в большом количестве привлекаются жидкостью из культур различных микробов, например, жидкостью из культуры Staphylococcus pyogenes albus. Такое же влияние на лейкоциты имеет плевро-перитонеальный транссудат лягушки, отравленной бычачьей желчью. Те же ученые нашли, что из продуктов окисления белковых веществ один лейцин оказывает притягательное влияние на лейкоцит лягушки. Что же касается креатина, креатинина, аллантоина и др., то они не вызывают никакого химиотаксического действия.

Габричевский *** (в работе, сделанной в моей лаборатории) показал, что лейкоциты млекопитающих, именно кроликов, гораздо чувствительнее лейкоцитов лягушки к химическим возбуждениям. Он доказал также, что как стерилизированные или живые культуры большинства обыкновенных патогенных и сапрофитных бактерий, так и папаиотин сильно привлекают лейкоцитов. С другой стороны, наиболее вирулентные микробы, как куриная холера, а также вещества, как молочная кислота, 10% растворы калиевых и натровых солей, алкоголь, хлороформ, глицерин, жеквирити,[205] желчь и хинин, отталкивают лейкоцитов. К некоторым другим веществам, как к воде, к средним или слабым растворам калиевых и натровых солей, пептонам, флоридзину и т. д., лейкоциты относятся безразлично.

Подтвердив вышеупомянутые данные химиотаксических свойств лейкоцитов, Бухнер **** захотел определить вещества,

* Semaine medicale, № 22, 1889, стр. 184.

** Recherches sur l'irritabilité des leucocytes. Journ. publ. p. la Soc. des sc. méd. et nat. de Bruxelles, 1890, 3 февраля.

*** Annales de l'Inst. Pasteur, 1890, стр. 346.

**** Berliner klin. Wochenschr., 1890, № 47, и Archiv f. Hygiene.

заключенные в культурах и вызывающие реакцию со стороны лейкоцитов. Вместе со своими сотрудниками, Ланге и Ремером, он сделал наблюдения над притягиванием лейкоцитов различными видами протеинов разных микробов (Bac. pyocyaneus, тифозных и сенных бацилл, Staphylococcus pyogenes aureus и др.). Такое же отношение лейкоцитов было наблюдаемо при введении в организм казеина, глютина, а также некоторых алкали-альбуминатов животного происхождения. Напротив, исключая лейцин, никакие вещества, происшедшие от распадения бактериальных клеток, не обнаруживали притягательного влияния на лейкоцитов. Бухнер считает возможным вывести из этих фактов, что химиотаксическое действие на лейкоцитов производится исключительно содержимым бактерий, а не их выделениями. Следует, однако, заметить, что это положение далеко не доказано. Очевидно, что в вопросе о химиотаксии значительная роль должна быть отведена именно токсическим продуктам микробов. Между тем продукты эти с необыкновенной легкостью пристают к белковым и другим веществам, и в настоящее время мы не имеем еще выработанных методов для изолирования и изучения их роли отдельно. С другой стороны, мы не имеем права делать особенных выводов на основании химиотаксической инертности продуктов более глубокого распадения, как аммиака и его солей, скатола и многих других: все эти тела имеют только второстепенное значение в чувствительности лейкоцитов животного организма. А между тем сюда же относится лейцин, обнаруживающий притягательную силу на лейкоцитов, как было доказано Массаром и Борде и подтверждено самим Бухнером.

При настоящем положении физиологической химии вопрос, затронутый Бухнером, еще недостаточно зрел для разрешения. Мы не имеем поэтому права основываться на выводе этого ученого, будто химиотаксия лейкоцитов вызывается исключительно мертвыми бациллами, содержимое которых растворено в заключающей их жидкости. С этой точки зрения, мертвые бациллы, притягивая лейкоцитов, приводят их в соприкосновение с

живыми, что, в сущности, сводится к тому же, как если бы последние сами оказывали химиотаксическое действие. Но даже помимо этих соображений, мы имеем много фактов, говорящих против вышеизложенной гипотезы. Так, кроме более сильного притяжения лейкоцитов живыми бактеридиями (описанного Любаршем), против нее говорит главным образом поглощение лейкоцитами жизнедеятельных бактерий. Данные, приведенные самим Бухнером, говорят против предположения, будто лейкоциты не притягиваются вполне активными бактериями.

Бухнеру вместе с Ремером удалось вызвать сильный и общий лейкоцитоз крови впрыскиванием в вены протеинов бактерий синего гноя. При этом число белых кровяных шариков увеличилось в семь раз против нормального. Мы знаем, что лейкоцитоз в высшей степени распространен в инфекционных болёзнях вообще. Хотя в некоторых из них, как, например, в брюшном тифе человека, не всегда наблюдалось увеличение белых кровяных телец, но оно констатировано в большинстве других инфекций. Так, многие ученые наблюдали сильнейший лейкоцитоз при сибирской язве даже у животных, убиваемых ею (как морская свинка, лошадь, бык и др.) и кровь которых переполнена массой вполне живых бактеридий.* По словам Лимбека ** и Пея,*** лейкоцитоз постоянно наблюдается у человека при роже. Он длится все время лихорадочного состояния, пока живые стрептококки находятся в изобилии, и прекращается после кризиса, когда организм переполнен массой мертвых микробов.

Исследования Лимбека относительно фибринозной пневмонии человека показали, что здесь лейкоцитоз также совпадает с наиболее деятельным состоянием бактерий. Кривая количества белых кровяных шариков вполне соответствует температурной: лейкоцитоз резко уменьшается при быстром падении

* Bollinger. Milzbrand, 1872, стр. 2, 101.

** Limbeck. Klinisches und experimentelles über die entzündliche Leucocytose, Prag, 1889.

*** H. Pée. Untersuchungen über Leucocytose, Berlin, 1890, стр. 13.

температуры и, напротив, медленно в тех случаях, когда болезнь оканчивается lysis'ом.

Лимбек видел, что впрыскивание собакам Staphylococcus pyogenes aureus в коленное сочленение вызывает у них почти непосредственно значительный лейкоцитоз еще до обнаруживания каких бы то ни было местных явлений.

Итак, лейкоцитоз, т. е. проявление химиотаксических свойств, всегда обнаруживается в период наибольшего размножения микробов. Уменьшение его совпадает со смертью патогенных бактерий. Не надо также забывать, что прежние исследования Бухнера * показали, что те же протеинные вещества, которые, по его мнению, заключены исключительно внутри микробов, вызывают лихорадку. Последняя же сопровождает не смерть патогенных бактерий, а, напротив, усиленное их размножение.

Лейкоциты, помимо химиотаксии, обладают и иными родами чувствительности, точно так же, как мы это видели у плазмодиев и других низших организмов. Осязательная чувствительность, служащая при обволакивании посторонних тел, развита у них в высшей степени. Массар и Борде показали, что при встрече с твердым телом лейкоциты реагируют, соприкасаясь с ним наибольшей своей поверхностью. Благодаря этому свойству они проникают сквозь самые тонкие поры, в сердцевину бузины и даже в наиболее плотные тела, как обыкновенная и слоновая кость.

По всей вероятности, лейкоциты также воспринимают различные физические изменения окружающей среды, как колебания температуры, давления, скорости движения жидкостей и многие другие изменения. Точное и последовательное изучение этих физиотаксических свойств белых кровяных шариков было бы в высшей степени интересно.

Привлеченные на расстоянии, благодаря своим химиотаксическим свойствам, лейкоциты приближаются к микробам и

* Berliner klin. Wochenschr., 1890, № 30, стр. 673.

другим телам. Они обволакивают их, руководясь своей осязательной чувствительностью. Поглощенные тела претерпевают изменения под влиянием этих клеток. Уже давно наблюдали, что часть красных кровяных шариков, попав в лейкоциты, растворяется в них, оставляя по себе пигментный осадок. С другой стороны, легко можно проследить изменения гнойных шариков внутри лейкоцитов. Они окрашиваются все хуже и хуже и, наконец, представляют зернистый распад, отчасти растворяющийся. Описанные изменения вызываются действием содержимого лейкоцитов и должны быть рассматриваемы как внутриклеточное пищеварение.

Вывод этот подтверждается открытием ферментов в лейкоцитах. Так, Росбах * нашел в лейкоцитах различных органов, например, в миндалевидных железах, неорганизованный фермент, действующий на крахмал.

Лебер ** констатировал, что гной гипопиона, вполне лишенный микробов, но заключающий свернувшийся фибрин, переваривает последний при температуре в 25°; тот же гной разжижает желатину. Это пищеварительное свойство уничтожается предварительным нагреванием. Следовательно, ферменты лейкоцитов, так же как и другие ферменты, не выносят высоких температур.

Переваривание белковых веществ лейкоцитами обнаруживается при наблюдении постепенных изменений мышечных волокон, поглощенных лейкоцитами в случае острой атрофии мускульной ткани. Это пищеварительное явление уже само по себе выясняет присутствие пептонов в лейкоцитах, столько раз описанное Гофмейстером. Поэтому нет даже надобности прибегать к гипотезе этого ученого, по которой лейкоциты всасывают пептоны, приготовленные в кишечном канале.

Наши сведения еще очень неполны относительно условий, при которых совершается внутриклеточное пищеварение. В большом количестве опытов, сделанных мною над поглощением

* Deutsche med. Wochenschr., 1890, стр. 389.
** Die Entstehung der Entzündung, стр. 508.

лейкоцитами синих зерен лакмуса, я только в исключительных случаях видел, чтобы зерна эти принимали красную окраску.* Пищеварение лейкоцитов, следовательно, совершается в нейтральной или щелочной среде, как мы это видели относительно фагоцитов Spongilla.

Лейкоциты переваривают не только остатки мускульной ткани или кровяных шариков. Этой же участи подвергаются большей частью и поглощенные микробы. Явления переваривания бактерий внутри лейкоцитов наблюдаются всего легче у невосприимчивых животных.

Весьма поучительны, например, изменения, претерпеваемые рожистыми стрептококками в лейкоцитах белой крысы. Поглощенные бактерии сливаются в неправильные массы. Они плохо окрашиваются и в высшей степени напоминают описанных во 2-й главе серных бактерий, перевариваемых Stentor'ом.

Бактеридии сибирской язвы также перевариваются лейкоцитами многих невосприимчивых животных. Белые кровяные шарики лягушки не только не представляют благоприятной среды для развития бактеридий, как предполагал сначала Кох ** и подтверждал затем Петрушки,*** но, напротив, убивают и переваривают их. Все фазы этого пищеварения вполне соответствуют явлениям переваривания амебами сапрофитных бактерий. Как и у амеб (см. 2-ю главу), большое число

---

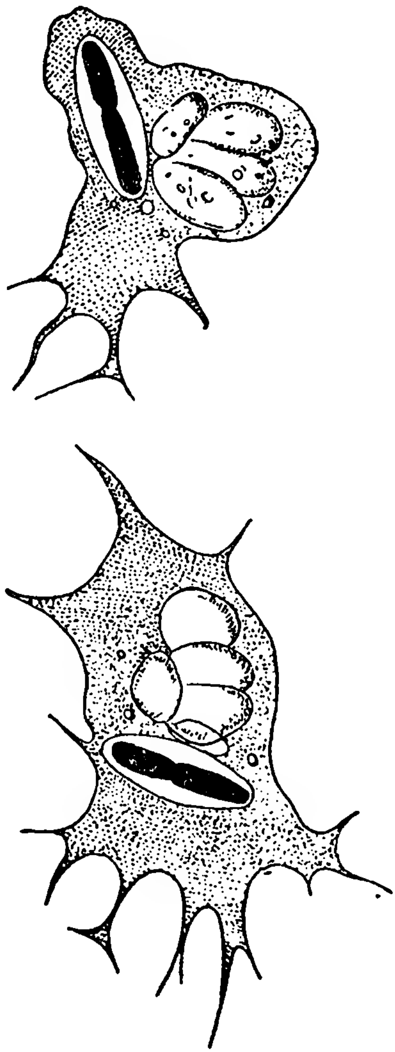
* Annales de l'Inst. Pasteur, 1889, стр. 29. Нечаев (Virchow's Archiv т. CXXV, 1891, стр. 448) думает, что я принимал оптическую иллюзию за изменение цвета синего лакмуса в красный — факт, случившийся с ним самим при исследовании лакмусовых зерен внутри лейкоцитов. Но мои многолетние исследования не оставляют ни малейшего сомнения относительно реальности этого изменения. Я должен прибавить, что из критики Нечаева моих исследований внутриклеточного пищеварения видно, что он не наблюдал наиболее классических случаев, именно — пищеварения простейших.

** Beiträge zur Biologie der Pflanzen, изд. Cohn'ом, т. II, 1876, стр. 300.

*** Zeitschr. f. Hygiene, т. VII, 1889, стр. 75.

поглощенных бацилл сильно окрашивается старым водным раствором везувина.

Бруно-Гофер подтвердил, что этот раствор окрашивает и другие тела, перевариваемые амебами. После периода сильного окрашивания (фиг. 54, 55) поглощенные бактерии принимают краску только отчасти, а затем и совсем остаются бесцветными.[206]



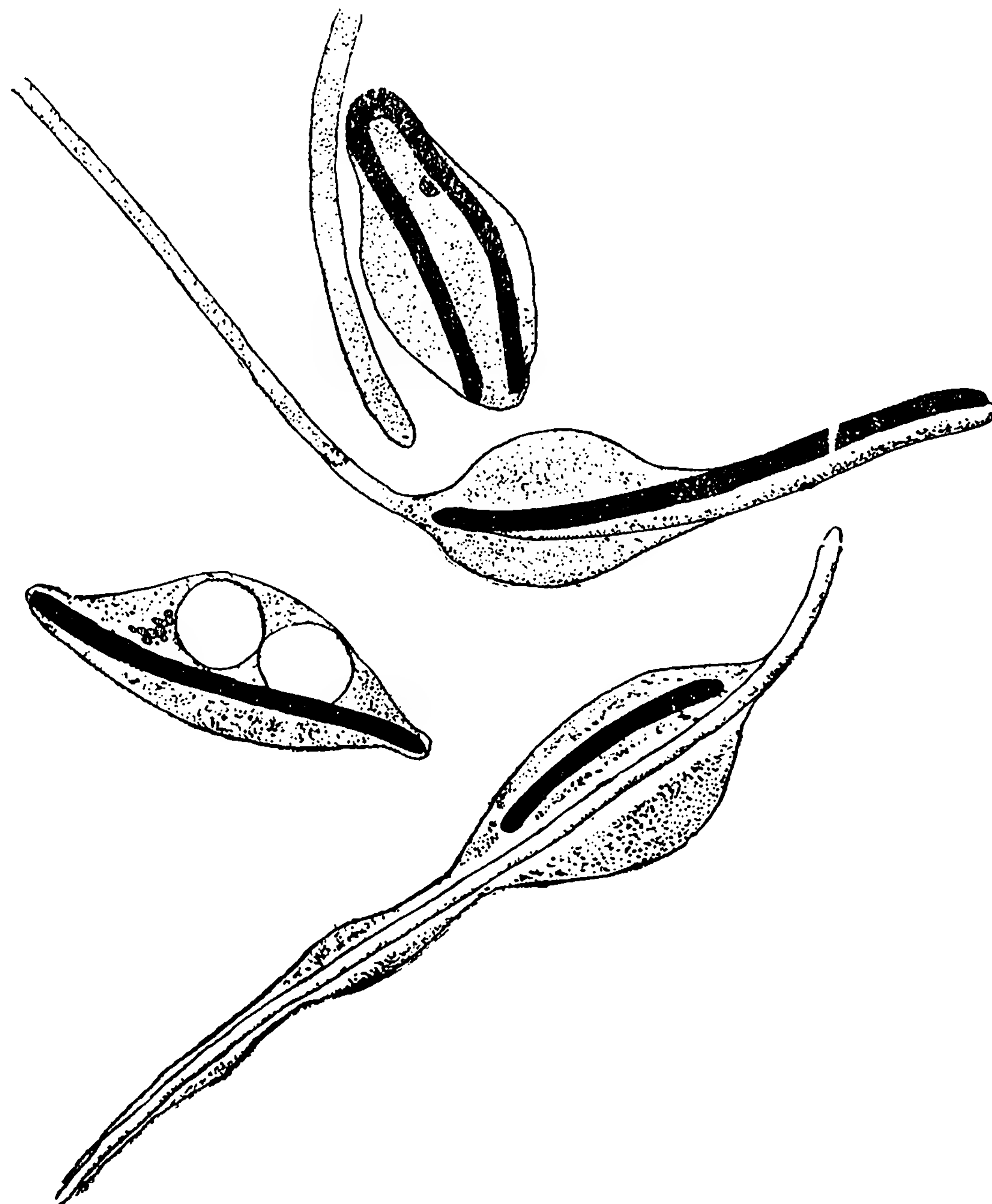
Фиг. 54. Бактеридия, окрашенная везувином, внутри лейкоцита лягушки. Обе фигуры представляют два различных положения одной и той же клетки.

В конце концов в лейкоците видна одна только наиболее прочная часть — оболочка бактерии, но и она исчезает через более или менее короткий срок. Переваривание бактеридий производится гораздо быстрее лейкоцитами естественно иммунных млекопитающих, как собака, и у курицы, или лейкоцитами вакцинированных против сибирской язвы животных, как кролик. Эти факты установлены исследованиями Гесса * и моими собственными.**

В лейкоцитах легко можно наблюдать переваривание многих других микробов. Часто вокруг поглощенных бактерий образуются вакуоли, подобные тем, которые мы видели при пищеварении в протоплазме простейших и миксомицетов. Мне удалось проследить изменения спириллы возвратного тифа в лейкоцитах обезьяны; *** переваривание вибриона птичьей септицемии в лейкоцитах невосприимчивой свинки, рожистых стрептококов в лейкоцитах человека **** и т. д. В настоящее время мы еще не в состоянии точно определить способ, которым совершается это пищеварение. Мы даже не знаем, уничтожаются ли микро-

* Virchow's Archiv, т. CIX, 1887, стр. 365.
** Там же, т. XCVII, 1884, стр. 502.
*** Там же, т. CIX, 1887, стр. 176.
**** Там же, т. CVII, стр. 209.

бы веществами, подобными пищеварительным ферментам, или другими. Факт, что ферменты высших животных, как пепсин и трипсин, не убивают бактерий, еще не доказывает, чтобы не было других ферментов, убивающих бактерий.



Фиг. 55. Четыре лейкоцита лягушки, заключающие живых бактеридий (бесцветных) и мертвых (окрашенных).

Некоторые авторы отрицали пищеварительные свойства лейкоцитов. Шефер * высказался в этом направлении на основании своих наблюдений, по которым белковые вещества, так же как жирные и крахмальные зерна, не претерпевают никаких изменений внутри лейкоцитов тритона. Но эти наблюдения были сделаны на лейкоцитах, перенесенных из организма в физиологический раствор поваренной соли; поэтому они не могут

* British med. Journ., № 1134, 1882, стр. 573.

служить возражением против фактов, наблюдаемых в самом животном организме.

В последнее время Нечаев восстал против внутриклеточного пищеварения лейкоцитов, но мы уже указали на недостаточность аргументации этого автора.

Итак, неоспоримо, что лейкоциты обладают пищеварительной способностью вообще и способностью переваривать микробов в частности. Из этого не следует, чтобы они переваривали всех поглощенных микробов без исключения. В некоторых болезнях лейкоциты поглощают большое количество бактерий, например, туберкулезных бацилл свиной краснухи и мышиной септицемии. Они даже переваривают известное количество этих микробов; но последних, однако, остается достаточно, чтобы размножиться внутри клеток и наводнить весь организм.

В некоторых случаях, когда лейкоциты не в состоянии убить микробов, они тем не менее могут помешать их росту и вредному влиянию. Лучшим примером могут служить споры бактерий как наиболее сопротивляющиеся формы. Споры сибирской язвы легко поглощаются лейкоцитами многих животных, между прочим, таких невосприимчивых, как лягушка и курица. И вот, несмотря на то, что они легко прорастают в лимфатической плазме этих животных, они теряют эту способность внутри лейкоцитов. Сохраняя свою жизненность и вирулентность в продолжение очень долгого времени, споры не могут, однако, проявлять своего вредного действия под влиянием живых лейкоцитов. Но если эти клетки будут подвергнуты сильному ослаблению, как, например, в случаях искусственного охлаждения курицы или согревания лягушки, то споры, заключенные в них, прорастают и наводняют весь организм.* Эти опыты, несколько раз повторенные в моей лаборатории г. Трапезниковым,** самым неоспоримым образом доказывают важность и полезность роли лейкоцитов даже в тех случаях, когда

* Wagner, Annales de l'Inst. Pasteur, 1890, стр. 570.

** Там же, 1891, стр. 362.

эти клетки не в состоянии убить спор и когда не может быть и речи о том, чтобы жидкие среды организма защищали зараженное животное.

Ученые много занимались вопросом о размножении лейкоцитов. Многоядерные формы с лопастным ядром дают два новых лейкоцита путем простого разделения протоплазмы. Это явление было описано Ранвье * и затем некоторыми другими исследователями, главным образом Арнольдом.**

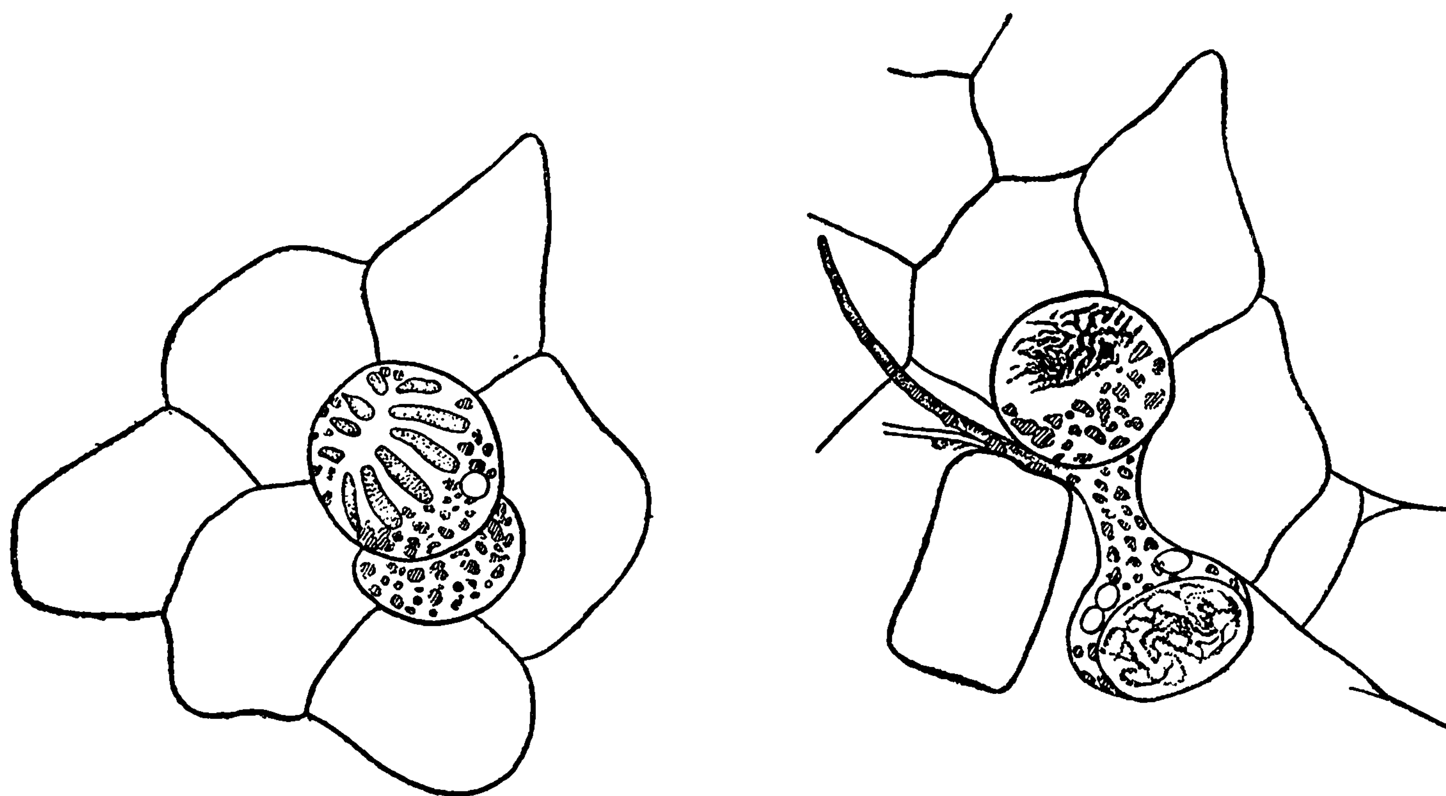
Несмотря на сдержанность, с которой долгое время относились к этому факту (вследствие открытия кариокинетического, или непрямого деления, которое предполагали общераспространенным), в конце концов вполне признали простое, или прямое деление многоядерных лейкоцитов.

Но убедившись в реальности этого явления, впали в противоположную крайность и стали доказывать, что лейкоциты размножаются не иначе, как прямым делением. Все наблюдения кариокинетического размножения лейкоцитов, начиная с работ Перемежко и Кульчицкого,*** были объявлены сомнительными. Тем не менее лейкоциты способны размножаться не прямым делением, а митотическим, или кариокинетическим. Так, Флемминг **** в несколько приемов наблюдал это явление; он еще недавно подтвердил его относительно лейкоцитов саламандры. Шпронк ***** констатировал митотическое деление лейкоцитов в крови кролика. Он нашел, что у нормального животного приблизительно 2 на 1000 этих клеток делятся не прямым путем. Я всецело присоединяюсь к этому мнению, так как сам видел на препаратах доктора Мускатблита, сделанных в моей лаборатории в Одессе, что лейкоциты кролика бесспорно делятся митотическим путем. Я сам много раз наблюдал то же явление на блуждающих клетках личинки аксолота. Во всех этих случаях,

* Traité technique d'histologie, 2-е издание, 1889, стр. 137.
** Archiv f. mikrosk. Anat., 1888, стр. 270.
*** Centralbl. f. med. Wiss.
**** Archiv f. mikrosk. Anat., т. XXXVII, 1891, стр. 249.
***** Nederlandsch Tijdskrift voor Geneeskunde, 1889, 29 марта.

однако, идет речь об одноядерных лейкоцитах; многоядерные же размножаются прямым делением.

На живых личинках белого аксолота (в их хвостовом плавнике) можно проследить все фазы кариокинетического деления лейкоцитов, мигрировавших из сосудов. Точно так же можно видеть превращение молодых клеток в подвижные элементы (фиг. 56).



Фиг. 56. Блуждающая клетка плавника личинки аксолота во время кариокинетического деления.

Свойство лейкоцитов подвергаться прогрессивным превращениям — было также отвергнуто. Факт, что в экссудате так часто встречаются мертвые лейкоциты, привел к предположению, что эти клетки вообще неизбежно должны умирать и поэтому не могут превращаться в какую бы то ни было ткань. Даже в факте множественности их ядра видели признаки близкой гибели. Под влиянием этих взглядов стали отрицать возможность ревращения лейкоцитов в неподвижные соединительнотканные и даже в эпителиоидные или гигантские клетки. Таким образом, впали в крайность, противоположную теориям, поддерживаемым прежде Конгеймом и особенно Циглером. * Этот автор

* Ueber die pathologische Bindegewebsneubildung, 1875.

сначала производил грануляционные, так же как эпителиоидные и гигантские клетки туберкул исключительно от одноядерных лейкоцитов; но затем он отступил от этого положения и присоединился к своим противникам, считающим лейкоцитов неспособными произвести какой бы то ни было другой клеточный элемент. Во время Берлинского международного конгресса 1890 г. Циглер, * опираясь на исследования Никифорова, сделанные в его лаборатории во Фрейбурге, выставил следующее положение: «лейкоциты не принимают никакого активного участия в новообразовании тканей». Маршан ** и. Гравиц *** присоединились к этому мнению на основании собственных наблюдений. По их мнению, лейкоциты, мигрировавшие из сосудов во время воспаления, не превращаются в грануляционные клетки. Они погибают в экссудате и резорбируются лимфатическими сосудами или поедаются амебовидными клетками, происшедшими из неподвижных соединительнотканных элементов. Рибберт **** высказывает аналогичное мнение.

Исследования Никифорова,***** на которые ссылается Циглер, были произведены над грануляциями, вызванными введением дренажных трубок в подкожную клетчатку собак.

В своих выводах Никифоров утверждает, что лейкоциты не принимают никакого активного участия в новообразовании тканей, как и красные кровяные шарики или фибрин; он говорит, что новообразование тканей происходит исключительно на счет размножения их же клеток (стр. 415). Тем не менее он признает недоказанность того, что «клетки из кровеносных сосудов не в состоянии превратиться в эпителиоидные клетки или фибробласты».

«На основании своих наблюдений, — прибавляет Никифоров, — я склоняюсь к мнению, что в грануляциях одноядерные

* Centralbl. f. allgemeine Pathologie, 1890, № 18 и 19, стр. 575.
** Там же, стр. 577.
*** Там же, стр. 578.
**** Там же, № 21, стр. 665.
***** Beiträge zur pathol. Anat. (Ziegler), т. VIII, 1890, стр. 400.

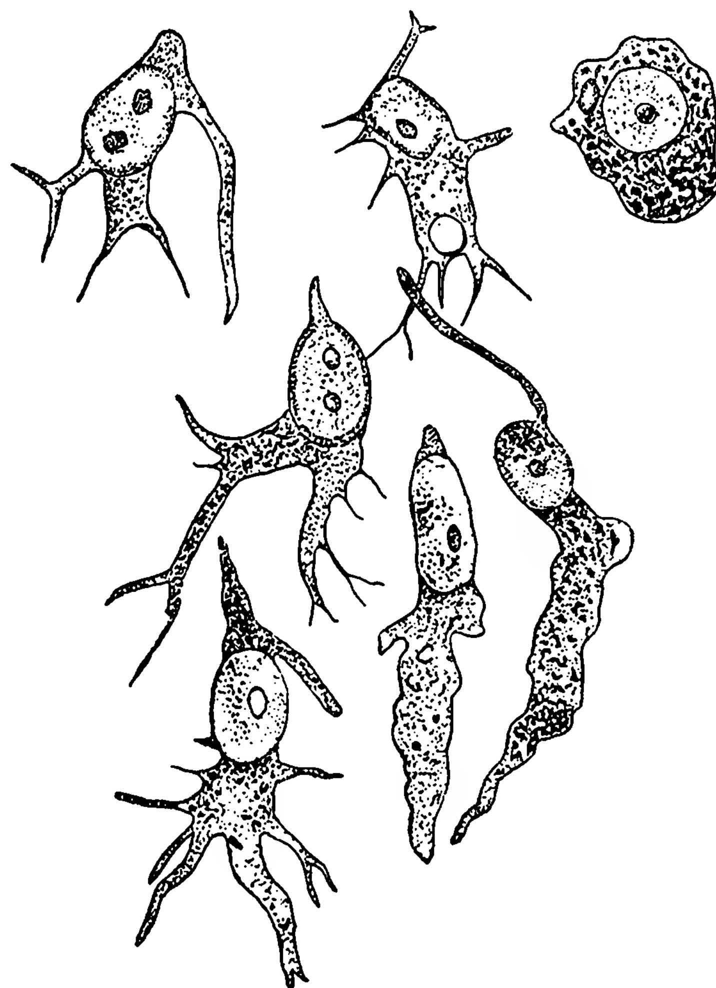
лейкоциты превращаются, путем распадения ядра, в многоядерные клетки, которые в конце концов поглощаются фагоцитами» (стр. 421). Тон этой фразы, очевидно, гораздо менее уверенный, чем тон первого вывода или формулировки Циглера. Знакомство с наблюдениями Никифорова ясно показывает, что они нисколько не подтверждают его главного положения о безучастии лейкоцитов в грануляционном новообразовании. Появление грануляционных клеток одновременно с размножением неподвижных элементов нисколько не говорит против активной роли лейкоцитов. Другой аргумент Никифорова — митотическое деление — также не доказывает его положения, так как теперь известно, что лейкоциты бесспорно способны к непрямому делению.

Совершенно понятно, почему данные Никифорова являются неточными и недоказательными. Это происходит вследствие того, что объект его исследований — грануляции подкожной клетчатки собак — не дает достаточного понятия о рассматриваемом явлении. Для получения желаемых результатов следует обратиться к такому объекту, на котором можно было бы изо дня в день следить за ходом явлений.

Так, возьмем, например, как я часто делал в своих опытах, плавник головастика батрахий; нанесем ему какое-нибудь повреждение и станем наблюдать происходящие изменения на живом головастике в течение нескольких дней или даже нескольких недель.

Легко будет констатировать, что многоядерные клетки этих животных превращаются сначала в одноядерные благодаря слиянию ядер, а затем в настоящие фиксированные, звездчатые клетки соединительной ткани (фиг. 57). Чтобы лучше убедиться в этом факте, следует произвести повреждение инструментом, опущенным предварительно в карминовый порошок. Последний поглощается мигрировавшими лейкоцитами и затем оказывается внутри соединительнотканных клеток, легко узнаваемых благодаря характерным отросткам в виде оленьих рогов (фиг. 58).

Итак, положение, принятое на Берлинском конгрессе, не может быть подтверждено, и приходится вернуться к старому, но верному мнению Циглера, высказанному в 1875—1876 гг. Хотя мои непосредственные наблюдения касаются одних амфибий, тем не менее они вполне совпадают с фактами, констатированными всеми исследователями, не исключая и Никифорова, относительно высших млекопитающих. Только не доказано, чтобы их многоядерные лейкоциты превращались в одноядерных. Одноядерные лейкоциты несомненно становятся эпителиоидными, грануляционными и гигантскими клетками; многоядерные же, повидимому, лишены этой способности.



Фиг. 57. Прохождение между подвижными и фиксированными клетками. Плавник головастика Rana agilis.

В пользу своего положения я могу привести результат последнего сообщения Флемминга.* Он также видел в жабрах личинок саламандры, что лопастные или отдельные ядра блуждающих клеток сливаются в одно округленное ядро.

Что касается млекопитающих, то мне достаточно сослаться на образование в сосудах кроликов, которым впрыснута туберкулезная культура в вены,— эпителиоидных и гигантских клеток из одноядерных лейкоцитов. Мне самому ** приходилось несколько раз наблюдать этот факт, описанный Иерсеном.*** Чистович **** в работе, сделанной в моей лаборатории, также

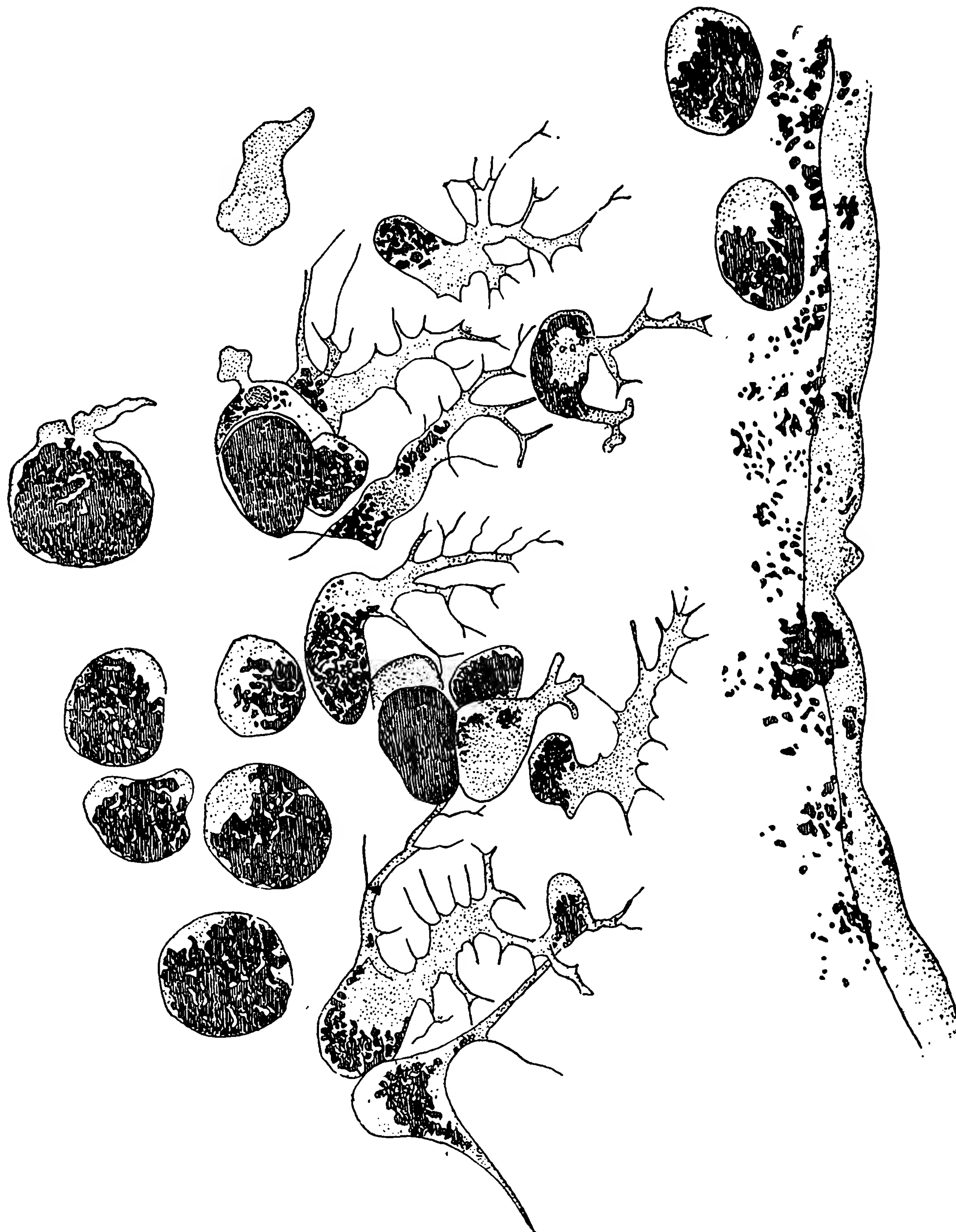
* Archiv f. mikrosk. Anat., т. XXXVII, 1891, стр. 277.

** Virchow's Archiv, 1888, июль.

*** Annales de l'Inst. Pasteur, 1884, стр. 257.

**** Там же, 1889, июль, стр. 347, табл. VI, рис. 5 и 7.

наблюдал все переходные формы между настоящими одноядерными лейкоцитами и эпителиоидными и гигантскими клетками в легочных альвеолах кролика.



Фиг. 58. Воспаленный участок плавника личинки Bombinator через 8 дней после прижигания.

Резюмируя этот очерк современных знаний о лейкоцитах, мы должны притти к следующему выводу. Оба вида клеток,

играющих важнейшую роль при воспалении, — одноядерные и нейтрофильные лейкоциты — имеют сильно выраженную химио- и физиотаксическую чувствительность. Они проявляют амебовидные движения и способны поглощать и переваривать различные посторонние тела и многих живых микробов. У амфибий многоядерные лейкоциты могут превращаться в одноядерных и становиться фиксированными соединительнотканными клетками. У позвоночных вообще одноядерные лейкоциты способны превращаться в эпителиоидные и гигантские клетки.

Все сказанное относительно лейкоцитов применимо и к другим блуждающим клеткам.



ЛЕКЦИЯ ДЕВЯТАЯ

Эндотелий сосудов.— Первичное развитие на счет подвижных клеток.— Развитие капилляров.— Сократительность эндотелиальных клеток.— Звездчатые клетки.— Фагоцитоз эндотелиальных клеток.— Неподвижные клетки соединительной ткани.— Клазматоциты Ранвье.— Клетки Эрлиха.— Активное выхождение лейкоцитов при диапедезе.— Опыты с хинином (Бинц, Диссельгорст).— «Itio in partes».— Расширение сосудов.— Теория влияния окружающей ткани.— Влияние нервной системы.— Отрицательная химиотаксия лейкоцитов при сильных инфекциях

После лейкоцитов наиболее важную роль при воспалении играют сосуды и их эндотелий. По новейшим эмбриологическим исследованиям над зародышами рыб,* первые эндотелиальные клетки сосудов образуются из подвижных клеток поверхности желточного мешка.[208]

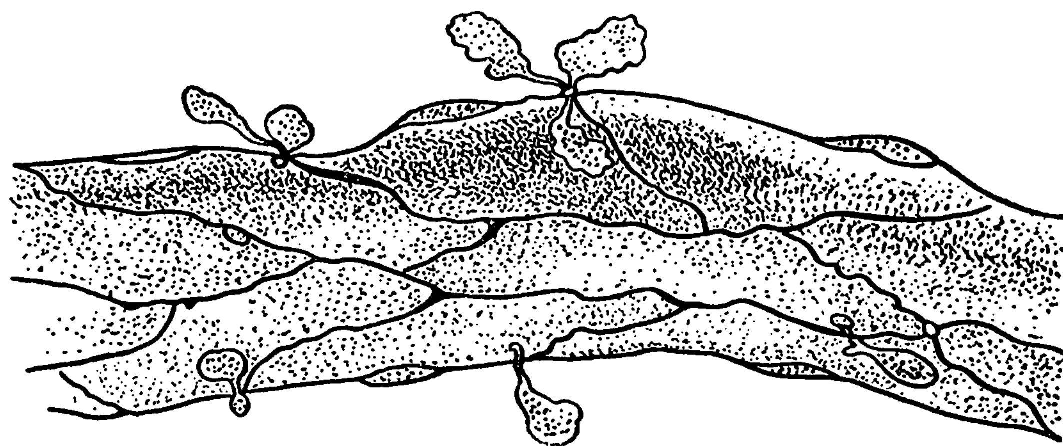
Неудивительно вследствие этого, что эндотелиальные элементы еще сохранили некоторые черты подвижности, указывающие на их происхождение. Особенное внимание наблюдателей обратили на себя протоплазмические отростки эндотелиальных клеток сосудов во время образования новых капилляров.

На сосудистой стенке появляются конические почки, состоящие из протоплазмы; таким образом происходит отросток, который медленно удлиняется, проявляя признаки слабого

---

* См. H. Ziegler. Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere, Freiburg i. B., 1889.

протоплазмического движения. Эти придатки часто встречаются между собою и образуют петли, сначала сплошные, а затем образующие сосудистую полость. Многие наблюдатели, именно Штрикер,* Голубев,** Клебс*** и Северини,**** нашли некоторую сократительность эндотелиальной стенки капилляров, что еще более доказывает подвижной характер этих клеток. Эта их способность наверно играет важную роль в образовании отверстий во время воспаления, как думает Клебс***** и как я предположил в моих первых работах о вос-



Фиг. 59. Прохождение лейкоцитов сквозь устьица (Stigmata) (по Арнольду).

палении.****** Эти отверстия не образованы заранее, как предполагал Арнольд, устанавливая свою теорию стоматов. Они образуются в момент воспалительной реакции, что он и наблюдал ******* во время разработки своей теории стигматов (фиг. 59).[209] Хотя Арнольд не делает никаких указаний на сократительность эндотелиальных клеток, он допускает******** тем не менее, что «пространство между этими элементами

* Moleschott. Untersuchungen zur Naturlehre, т. X.

** Archiv f. mikrosk. Anat., 1868.

*** Allgemeine Pathologie, т. II, 1889, стр. 384.

**** La contratilita dei capillari, 1881.

***** См. Leydig, который в своей работе «Zelle und Gewebe», 1888, стр. 17, высказал мнение, что «иногда маленькие поры могут расшириться в большие отверстия, чтобы дать проход кровяным шарикам».

****** Biologisches Centralblatt, 1883, стр. 564.

******* Virchow's Archiv, т. LXII, 1875, стр. 487.

******** Там же, т. LXIII, 1876, стр. 104.

расширяется или суживается, смотря по условиям напряжения и диффузии, так что взаимное положение эндотелиальных клеток очень изменчиво». Он думает, что пространство между клетками наполнено жидким или клейким веществом. Поры между эндотелиальными элементами можно справедливо сравнить с порами эктодермы губок, открывающимися и закрывающимися, чтобы дать проход маленьким телам, находящимся во взвешенном состоянии в окружающей воде. В обоих случаях дело идет о сократительных клетках, движению которых могут помогать соседние клетки (веретенообразные клетки губок и сократительные клетки эндотелиальной оболочки).

Сократимость эндотелиальных клеток кровеносных сосудов может быть еще доказана теми случаями, когда эти элементы, оставляя сосудистые стенки, проникают с помощью своих амебовидных движений в полость сосудов. Факты этого рода наблюдаются вслед за впрыскиванием туберкулезных бацилл в кровеносную систему кроликов. Некоторое время после впрыскивания встречаются сосуды, состоящие местами исключительно из адвентиции, тогда как эндотелиальные клетки вполне смещены. Такого рода явления особенно часто можно видеть в капиллярах печени: их эндотелий совсем не дает типичных контуров после впрыскивания азотнокислого серебра; это было доказано Эбертом и некоторыми другими наблюдателями. Эндотелиальные клетки печеночных капилляров легко отрываются от адвентиции и появляются в форме звездчатых клеток, снабженных очень разнообразными отростками. Эти клетки были описаны в первый раз Купфером* и по их внешней форме, по их длинным отросткам были приняты сначала за нервные элементы. Но скоро должны были убедиться, что они принадлежат скорее к эндотелиальной ткани** и отличаются способностью захватывать различные зерна. Часто, особенно у лягушек, в содержимом этих клеток находят зерна

* Archiv f. mikrosk. Anat., т. XII, стр. 353.

** Asch. Ueber die Ablagerung von Fett und Pigment in den Sternzellen d. Leber, Bonn, 1884.

красноватого пигмента. Зерна красящих веществ, впрыснутых в кровеносную систему, также легко поглощаются этими же клетками, что было доказано Понфиком* и другими наблюдателями.

Звездчатые клетки, так же как и другие элементы сосудистого эндотелия, способны захватывать различных патогенных и сапрофитных микробов, попавших в кровь. Это было наблюдаемо над лепрозными бациллами, находимыми иногда группами в протоплазме эндотелиальных клеток кровеносных сосудов; число этих бацилл часто так велико, что поверхность ядра бывает совершенно покрыта ими. Это открытие было сделано Нейссером** и Тоутоном,*** которые доказали, что некоторые эндотелиальные клетки, наполненные бациллами, отрываются от стенок и являются свободными в сосудистой полости. Затем Высокович**** нашел, что многие микробы, впрыснутые в кровь кроликов, находятся частью в эндотелиальных клетках печени. Это явление легко можно наблюдать спустя некоторое время после введения туберкулезных бацилл в ушную вену кроликов: большая часть впрыснутых бацилл находится в эндотелиальных клетках, особенно печени. Тот же факт наблюдается и при естественной инфекции. У людей, умерших от болотной лихорадки, эндотелиальные клетки печени наполнены паразитами этой болезни. Еще более поразительный пример представляют бациллы свиной краснухи, заражающие организм голубя. Эндотелий кровеносных сосудов, особенно в печени этих птиц, заключает часто целые массы микробов, наполняющих почти все содержимое клеток (фиг. 60). Так как бациллы свиной краснухи (также и проказы) неподвижны, то их присутствие в протоплазме эндотелиальных

* Virchow's Archiv, т. XLVIII, 1869, стр. 1.

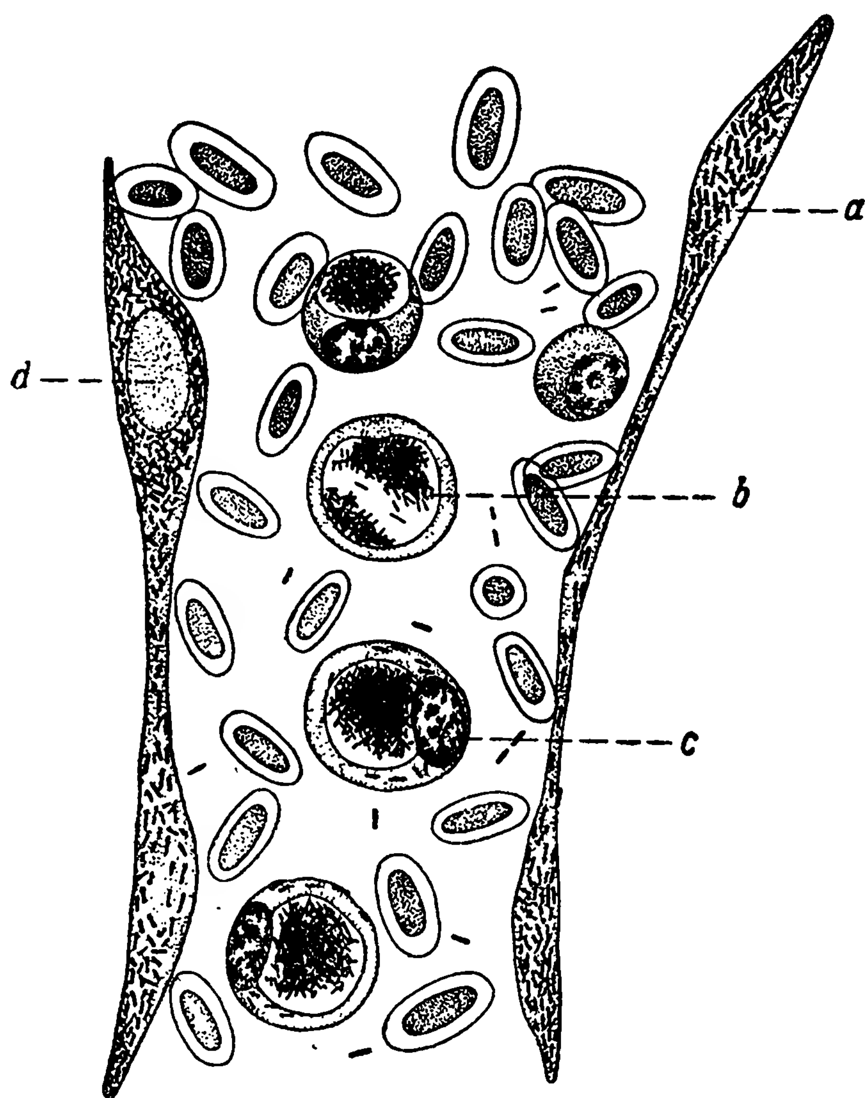
** Там же, т. LXXXIV, 1881.

*** Fortschritte d. Medicin, 1886, № 2, стр. 48 (Virchow's Archiv, т. CIV, 1886, стр. 381).

**** Zeitschrift f. Hygiene, т. I, 1886, стр. 1. См. также «Врач», 1891, № 44, стр. 991.

клеток может быть объяснено только активным захватыванием последними.

Я остановился на этих подробностях потому, что факт сократимости и фагоцитных свойств эндотелиальных клеток сосудов представляет величайшую важность в вопросе воспаления. Другие виды эндотелиальных элементов имеют те же самые свойства. Так, в клетках лимфатического эндотелия еще чаще встречаются лепрозные бациллы, чем в эндотелии кровеносных сосудов. Ранвье* давно доказал, что эндотелиальные клетки воспаленного сальника морской свинки могут захватывать посторонние тела (миелин, киноварь), впрыснутые в брюшную полость. Еще недавно, наблюдая воспалительные явления сальника,** он констатировал сократимость эндотелиальных клеток этого органа.



Фиг. 60. Печеночная вена голубя, эндотелиальные клетки которой заключают бациллы свиной краснухи.

В своем очерке о восстановлении и воспалении лимфатических желез Рибберт*** часто указывает на сократительность эндотелиальных клеток этого органа.

Клеточные элементы соединительной ткани, без сомнения, играют некоторую роль в воспалении, хотя их участие, очевидно, менее важно и менее активно в сравнении с деятельностью лейкоцитов и эндотелиальных клеток кровеносных

* Leçons sur le systeme nerveux, т. I, 1878, стр. 304.

** Comptes rendus de l'Acad. d. Sciences, 20 апреля 1891, стр. 842.

*** Beiträge zur pathol. Anat. (Ziegler), т. VI, 1889, стр. 205.

сосудов. Очень трудно составить точное понятие об участии соединительнотканных клеток в процессе воспаления. Непосредственное наблюдение хвоста головастиков и личинок хвостатых дало нам возможность заметить только временное изменение в форме и в разветвлениях неподвижных клеток; такое изменение должно рассматриваться как непосредственный результат повреждения. Это показывает, что вполне типичная воспалительная реакция может проявиться без существенного участия неподвижных клеток соединительной ткани. Эти последние размножаются в воспаленном органе и доставляют новые клетки, замещающие собою элементы, разрушенные вредной причиной. Вот почему и находят в периоде воспаления кариокинетические фигуры соединительнотканных клеток.

В последнее время Ранвье* обратил внимание на род соединительнотканных клеток, соответствующих «плазмическим клеткам» Вальдейера (Plasmezellen); он обозначил их именем *клазматоцитов* (табл. II, фиг. 8). Эти последние представляют собой большие разветвленные и зернистые элементы, происшедшие из лейкоцитов или блуждающих клеток, увеличенных и ставших неподвижными. По мнению Ранвье, во время воспаления, клазматоциты вновь получают свою прежнюю подвижность, обильно размножаются и способствуют образованию гнойных клеток. Таким образом, клазматоциты являются временным элементом соединительной ткани и поставляют лейкоцитов в случае воспаления. Они находятся в изобилии в перитонеальной ткани тритонов, лягушек и кроликов и вовсе не встречаются в личиночном состоянии амфибий.

Некоторые другие элементы соединительной ткани также играют известную роль в воспалительных явлениях. Так, базофильные клетки, или Mastzellen Эрлиха (табл. III, фиг. 3), находятся часто в большом количестве в продуктах воспаления, хотя роль их до сих пор еще совсем неизвестна. Некоторые особенности в окраске их зерен указывают как будто на

* Comptes rendus de l'Acad. d. Sciences, 27 апреля 1891, стр. 922.

то, что они играют роль очистителя продуктов воспаления. Может быть, зерна, наполняющие их содержимое, составляют не что иное, как продукты выделения других клеток?

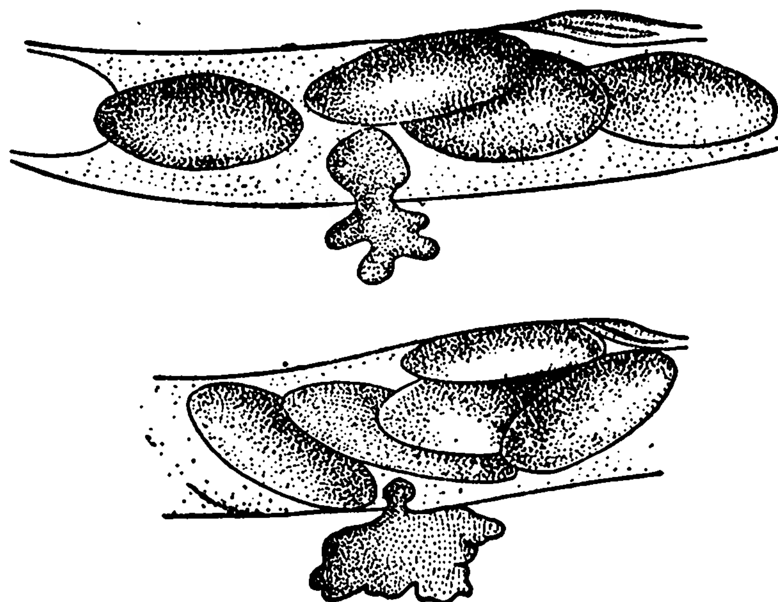
Рассмотревши главные элементы, участвующие при воспалительной реакции, мы могли бы спросить, как действуют они в этом процессе. Нет необходимости останавливаться долго на активных движениях лейкоцитов во время их миграции через сосудистые стенки. Несмотря на все усилия Конгейма и на общее желание свести жизненные явления к их механическим причинам, в конце концов должны были признать почти единогласно (Тома, Реклинггаузен, Лавдовский и др.), что миграция лейкоцитов совершается с помощью их амебовидных движений. Это становится особенно ясно, если легкость, с какою проходят лейкоциты через сосудистые стенки, сравнить с чисто механическим диапедезом красных кровяных шариков. Эти последние часто остаются бесконечно долго приклеенными к стенкам или же разрываются на части, прежде чем пройти сквозь сосуд. Даже Геринг,* первый высказавшийся за фильтрацию лейкоцитов во время воспаления, признает содействие амебовидных движений этих клеток при миграции. Только он приписывает этим движениям вполне второстепенную роль, тогда как на самом деле их роль одна из самых важных. Чтобы произвести простую фильтрацию лейкоцитов, надо, по его мнению, чтобы кровь продолжала циркулировать или чтоб она подверглась известному давлению. А между тем легко заметить полную миграцию лейкоцитов после совершенного прекращения деятельности сердца у кураризованных до смерти головастиков, что часто случается при опытах (фиг. 61).

В самом акте прохождения лейкоцитов через сосудистые стенки надо уже признать некоторое химиотаксическое или физиотаксическое влияние.

---

* Sitzungsberichte der K. Akademie d. Wiss. zu Wien, т. LVII, отд. II, 1868, стр. 170.

Допуская только простое действие осязательной чувствительности, как это дают Массар и Борде,* нельзя было бы объяснить факта, что лейкоциты могут оставаться внутри сосуда в тех случаях, когда эти последние достаточно расширены и когда в то же время в соседстве находятся вещества, оказывающие отталкивающее действие на них. Уже давно Бинцом** было доказано, что брыжейка лягушки, смоченная раствором хинина, совсем не представляет явления диапедеза белых кровяных шариков. Так как хинин есть яд для протоплазмы, то заключили отсюда, что лейкоциты, парализованные этим веществом, не могут проходить через сосудистые стенки. Диссельгорст, повторяя те же опыты, подтвердил отсутствие диапедеза лейкоцитов, но в то же время заметил, к своему удивлению, что они не были парализованы в движениях. Удаленные из сосудов, они проявляли свои обыкновенные амебовидные движения. Для объяснения этих фактов Диссельгорст предположил, что для диапедеза необходимо содействие сосудистых стенок. По его мнению, хинин, действуя именно на стенки сосудов, препятствует диапедезу. Диссельгорст в своих рассуждениях совсем не принимал во внимание химиотаксических свойств лейкоцитов, явления, тогда еще не признанного. Допустив эту способность лейкоцитов, приходится объяснить влияние хинина отрицательной химиотаксией этих последних. Лейкоциты, сохраняя вполне свои движения,



Фиг. 61. Диапедез лейкоцита сквозь стенку капилляра, в котором кровь неподвижна.

* Journal publié par la Société r. d. sciences médicales et naturelles de Bruxelles, т. V, 1890.

** Virchow's Archiv, т. CXIII, 1888, июль, стр. 108.

не направляются, однако, к месту нахождения хинина. Они, следовательно, должны были воспринять присутствие этого вещества еще во время пребывания в сосудах.

Таким же образом можно объяснить те случаи, когда лейкоциты не выходят вовсе из сосудов, несмотря на расширение последних и на присутствие в организме в высшей степени вирулентных микробов. Так, в некоторых инфекционных болезнях, кончающихся быстрою смертью, как, например, куриная холера, вибрионная септицемия морских свинок и голубей и многие другие болезни, почти вовсе не происходит миграции к зараженному органу. В то же время происходит значительное воспаление с гиперемией и серозным экссудатом, даже кровоизлияние; и, несмотря на все эти благоприятные условия, диапедеза не бывает. Это явление может быть объяснено отрицательной химиотаксией лейкоцитов. Объяснение это тем более допустимо, что если привести в непосредственное соприкосновение микробов названных болезней с находящимися в сосудах лейкоцитами, то эти последние вовсе не будут их захватывать. Химиотаксическое действие внутри сосудов должно быть необходимо признано ввиду лейкоцитоза, вызванного всасыванием организмом большого количества бактериальных продуктов. Массар и Борде, парализируя хлороформом и паральдегидом не способность движения, а чувствительность лейкоцитов, могли совершенно останавливать диапедез.

Весьма вероятно, что в явлении миграции, кроме химиотаксических и осязательных свойств лейкоцитов, могут играть роль и другого рода чувствительности. При повреждении, сопровождаемом очень слабым некрозом клеток, нельзя предположить значительного химиотаксического притяжения; поэтому приходится допустить, что лейкоцит вызывается в подобных случаях действием физического изменения среды (разница в напряжении и т. д.).

Диапедезу лейкоцитов предшествует обыкновенно периферическое распределение этих клеток в расширенном сосуде. Это явление, известное под именем «itio in partes» (Самуэль)

рассматривается обыкновенно как самое механическое из всех явлений воспаления.

Сначала хотели его объяснить медленностью движений сферических белых кровяных шариков сравнительно с быстрыми движениями плоских красных кровяных телец, но затем остановились на объяснении Шкляревского,* высказанном в его работе, сделанной в лаборатории Гельмгольца. Принцип этого объяснения заключается в том факте (открытом Махом и Бонди), что нерастворимые тельца, находящиеся в жидкости во взвешенном состоянии, увеличивают ее плотность. Так как в сосудах кровяные шарики циркулируют исключительно в центральной их части, тогда как в периферической находится только жидкость, то плотность последней должна быть менее, чем в центральной части. Так как вес лейкоцитов менее веса красных кровяных шариков, то лейкоциты и оттесняются из центральной, более плотной, части потока в периферическую где плотность его меньше.

Хотя периферическое распределение лейкоцитов должно в сущности зависеть от чисто механического влияния, так как белые кровяные шарики, анестезированные хлороформом в опытах Массара и Борде, направлялись к периферии сосудов, тем не менее общепринятое объяснение не может быть допущено. Известно со времени опытов Конгейма (подтвержденных, между прочим, и Шкляревским), что периферическое распределение лейкоцитов, так же как и их миграция, совершаются и в случаях предварительного поглощения ими зерен киновари. Ртутная же соль должна сделать их более тяжелыми не только по сравнению с их прежним весом, но и сравнительно с весом красных кровяных шариков. Несмотря на это, лейкоциты, однако, направляются к периферии, а красные кровяные шарики остаются в центральной части.

Геринг останавливался особенно на вязкости лейкоцитов в объяснении приклеивания их к стенкам сосудов. Эта теория

* Pflüger's Archiv, т. I, 1865.

нашла мало последователей, так как лейкоциты вовсе не отличаются вязкостью и пристают к стенкам не вследствие своей консистенции, а исключительно благодаря своим амебовидным свойствам. Чтобы убедиться в отсутствии вязкости голой протоплазмы, стоит только дотронуться до больших плasмодиев миксомицетов, как, например, Spumaria alba.

Если бы можно было допустить, что действие хлороформом (так, как оно было применено Массаром и Борде) не вполне уничтожает чувствительность лейкоцитов, то их скопление на периферии расширенных сосудов можно было бы приписать именно этому остатку чувствительности, с помощью которой они воспринимают разницу внешней среды. Лейкоциты направляются к более спокойным местам, где они могут выдвигать свои протоплазматические отростки.

Вследствие сократимости эндотелиальных клеток сосудистая стенка может, конечно, облегчить проход лейкоцитам, хотя последние способны проходить и через несократительные перепонки, как, например, эпителиальная ткань позвоночных (Штер) или асцидий. Сократимость эндотелия должна скорее играть роль при прохождении красных кровяных шариков и жидких частей крови; особенно в тех случаях, где (например, в вышеприведенных инфекционных болезнях) лейкоциты, вследствие отрицательной химиотаксии, остаются в крови, тогда как плазма и красные кровяные шарики проходят чрез сосудистые стенки.

Лейкоциты могут мигрировать и в тех случаях, когда мелкие вены нормальны или едва расширены (диапедез у головастиков в нормальном состоянии был наблюдаем в первый раз Реклинггаузеном), но тем не менее неоспоримо, что расширение сосудов и замедление кровяного потока представляют благоприятные условия для диапедеза. Расширение сосудов, всегда присутствующее при воспалении позвоночных, есть сложное явление, приписываемое совместному действию нескольких факторов. Конгейм,* приписывавший его исключительно дей-

* Gesammelte Abhandlungen, 1885, стр. 423.

ствию самой сосудистой стенки, старался доказать свое мнение следующим опытом: растянувши на пробке язык лягушки, он отрезывал, кроме артерии и вены, все, соединявшее его с телом. Думая, что таким образом было исключено всякое нервное влияние, он производил какое-нибудь возбуждение и видел, как и при обыкновенных условиях, наступление воспаления. Он не хотел допустить влияния нервных аппаратов, находящихся в самих сосудистых стенках, а между тем весьма вероятно, что эти аппараты играют известную роль.

Воспалительную гиперемию приписывают значительному влиянию тканей, напряженное состояние которых передается капиллярам. Это мнение, высказанное Кюсом, поддерживалось в последние годы Ландерером.* Он предпринял целый ряд опытов с целью доказать, что во время воспаления напряжение тканей гораздо слабее, чем при нормальном состоянии. Капилляры, окруженные воспаленными тканями, не будучи более в состоянии выносить давления крови, уступают ему и расширяются. Расширение имеет непосредственным результатом ускоренное движение крови, которая в избытке притекает в расширившиеся капилляры. Но по прошествии некоторого периода времени, по мере того как окружающие ткани теряют более и более свою эластичность, кровяной поток замедляется и приобретает, таким образом, характерный ход воспалительного кровообращения.

Теория эта имеет тот недостаток, что не принимает в расчет нервных влияний, роль которых усиленно изучалась в последние годы. Чтобы показать самым ясным образом это влияние, Самуэль** сделал следующий опыт: перерезав у кролика с одной стороны симпатический нерв, он перерезал у того же животного с другой стороны два чувствительных ушных нерва. Паралич сосудодвигательных нервов производит прежде всего прилив крови к уху той стороны, где перерезан симпатический

* Ueber die Gewebsspannung, 1884, и Zur Lehre von der Entzündung, Leipzig, 1885.

** Virchow's Archiv, т. CXXI, 1890, стр. 396.

нерв, и вследствие этого влияет косвенным образом на некоторую степень анемии уха противоположной стороны. Эта анемия становится гораздо более значительной при перерезке чувствительных нервов, вследствие невозможности рефлекторного действия на неперерезанный симпатический нерв. При действии горячей водой (54°) на оба уха с целью вызвать воспаление, получаются совершенно различные результаты. Ухо со стороны перерезанного симпатического нерва становится очень гиперемичным, и воспаление в нем бывает очень значительно. На противоположной стороне, где анестезированное ухо не проявляет никакой гиперемии, вместо воспаления происходит застой, приводящий к гангрене. Этот опыт доказывает влияние нервного аппарата в воспалительной реакции и в то же время целебное действие последней. На стороне, где вследствие паралича сосудодвигательных нервов воспаление усилено, происходит быстрое и полное выздоровление; на анемичной же стороне, где воспаление не могло произойти вследствие перерезки чувствительных нервов, болезненные явления принимают очень серьезное течение.

У кроликов, которым Самуэль перерезывал чувствительные нервы одной только стороны (auricularis major et minor), последствия были гораздо менее важны. У взрослых кроликов, оперированных таким образом и подверженных затем действию воды в 54°, воспаление следовало своему обычному ходу, и только у молодых кроликов, подвергавшихся тем же самым операциям, он мог наблюдать замедление в воспалительной реакции, оканчивающейся запоздалым выздоровлением.

Роже * делал аналогичные опыты, но только горячую воду он заменял рожистой культурой для произведения воспаления. Он прививал этих бактерий под кожу обоих ушей кролика, чувствительные нервы которого были перерезаны с одной только стороны. В ухе с этой стороны рожа продолжается очень долго и кончается поздним выздоровлением, причем ухо

* Comptes rendus de la Société de Biologie, 1890, № 34, стр. 646.

остается поврежденным. На противоположной стороне (ушные нервы которой оставались неприкосновенными) рожа следует своему обычному ходу.

Совершенно противоположный результат получался в том случае, когда Роже * прививал рожу кроликам, которым он перерезывал не чувствительные нервы, а только симпатический нерв с одной стороны. Паралич сосудодвигательных нервов производил значительную гиперемию. Последняя имела благоприятное влияние на ход рожи этого уха по сравнению с тем же болезненным процессом другого уха, симпатический нерв которого был не тронут. Воспаление начиналось гораздо раньше и сопровождалось быстрым выздоровлением на стороне, лишенной нерва; на противоположной же оно шло гораздо медленнее, хотя также кончалось выздоровлением.

Эти опыты подтверждают наблюдения некоторых других авторов, как Снеллен, Данилевский и т. д., констатировавших улучшение в ходе воспаления вслед за перерезкой шейной части симпатического нерва. Самуэль, опираясь на факт, что перерезка этого нерва с одной стороны влияет также на ухо противоположной стороны, вызывая его анемию, видоизменил опыт следующим образом. Вместо того чтобы произвести воспаление обоих ушей одного кролика, он производил его у двух различных кроликов, у одного из которых был перерезан с одной стороны симпатический нерв; другой же кролик был оставлен неприкосновенным. У оперированного кролика воспаление вызывалось посредством горячей воды (54°) со стороны, лишенной нерва. При таких условиях воспаление имело благоприятный ход не у оперированного кролика, но у контрольного, симпатический нерв которого был не тронут и который одинаковым образом подвергался действию горячей воды.

Все эти опыты показали некоторое влияние нервной системы на воспаление, но в то же время доказывают, что это влияние ограничивается только ускорением или замедлением хода

* Там же, № 16, стр. 222.

патологического явления. Роль этого влияния не надо ни уменьшать, ни преувеличивать. Придавая ему слишком большое значение, можно не принять во внимание истинного влияния различных факторов, производящих воспаление.

Шаррен и Глей * доказали, что впрыскивание в кровь кролика 20 к. с. растворимых продуктов бациллы синего гноя рефлективно препятствует расширению сосудов. Так, например, после подобного впрыскивания эти авторы наблюдали, «что вызванное таким образом расширение сосудов наступает гораздо медленнее, является менее сильным и продолжается меньше» (стр. 734), чем без такого впрыскивания. В позднейшей своей заметке Шаррен и Глей** представляют доказательство того, что препятствие к расширению сосудов обязано исключительно летучим продуктам культур бацилл синего гноя и вовсе не зависит от нелетучих продуктов, растворимых или нерастворимых в алкоголе.

Названные ученые объясняют констатированные ими факты уменьшением возбудимости сосудорасширяющих аппаратов под влиянием этих летучих продуктов. По их мнению, выделения микробов уменьшают расширение сосудов, препятствуют диапедезу и тем способствуют инфекции. Они пытаются даже применить такое объяснение и к теории иммунитета, по которой вакцинация ведет за собой усиление нервного аппарата, управляющего расширением сосудов и диапедезом.

Шаррен и Гамалея*** также препятствовали расширению сосудов посредством вакцин или продуктов микроба вибрионной септицемии или же простым впрыскиванием раствора поваренной соли (5—10%).

Чтобы знать, происходят ли те же самые явления при естественном ходе инфекции (при которой нельзя допустить быстрого прохождения в кровь 20 к. с. продуктов микробов), нужно было бы производить опыты с животными, зараженными

* Archives de Physiologie., 1890, № 4, стр. 724.

** Там же, 1890, № 1, стр. 146.

*** Centralblatt für allgemeine Pathologie, т. I, 1890, №№ 18, 19, стр. 588.

вышеназванными микробами. А между тем вот что при этих условиях происходит в действительности. Небольшое количество агарной культуры синего гноя, введенной под кожу обыкновенного кролика и другого вакцинированного против болезни синего гноя, производит гораздо более значительное воспаление у первого, чем у второго. Пиоцианические продукты вовсе не мешают при этих условиях ни сосудистому расширению, ни местному повышению температуры, ни серозному экссудату, а между тем диапедез здесь менее, чем у вакцинированного кролика, у которого расширение сосудов и повышение температуры не так значительны. Разница еще более поразительна, если сравнить явления, следующие за прививкой септического вибриона (Vibrio Metchnikowii) под кожу уха восприимчивых свинок и свинок, сделанных невосприимчивыми с помощью вакцинаций. У первых краснота, повышение температуры и опухоль гораздо более значительны, чем у вторых, а между тем диапедез почти отсутствует у чувствительных свинок и, наоборот, очень ясно выражен у вакцинированных.

Эти факты показывают нам прежде всего, что употребленные микробы вовсе не мешают сосудистому расширению чувствительных животных (обратно заключению Шаррена и Глея), кроме того, что диапедез может отсутствовать или проявляться в очень слабой степени, несмотря на значительное расширение сосудов. При положительной чувствительности лейкоциты мигрируют, несмотря на слабое расширение сосудов; при отрицательной чувствительности диапедеза не происходит, несмотря на расширенное состояние сосудов.

Чтоб убедиться в степени расширенности этих последних, надо только впрыснуть микроба, производящего значительную положительную чувствительность. Если привить одной свинке под кожу уха немного туберкулезных бацилл, а другой немного септического вибриона (Vibrio Metchnikowii) в то же место, то можно заметить очень слабое расширение и очень сильный диапедез у первой, тогда как у второй значительное расширение и почти полное отсутствие диапедеза. Как

косвенный аргумент против объяснения фактов Шарреном и Глеем я должен привести еще следующие данные.

При самых острых инфекциях, когда диапедеза вовсе или почти не происходит, присутствие лейкоцитов совсем не мешает жизни и размножению бактерий, так как вследствие отрицательной химиотаксии лейкоциты не захватывают этих микробов. Совершенно не нужно в данном случае препятствовать диапедезу. Если же вместо подкожной прививки одного из этих смертельных микробов (бацилла куриной холеры для птиц и кроликов, Vibrio Metchnikowii для голубей и морских свинок) ввести его прямо в кровь, результат будет тот же. Животные погибнут по прошествии очень короткого времени, и фагоцитоза не произойдет ни при непосредственном соседстве бактерий с лейкоцитами в крови и селезенке, ни в тех случаях, когда они удалены от лейкоцитов, находящихся внутри сосудов.

Итак, чувствительность лейкоцитов играет первенствующую роль в воспалительных болезнях, что вовсе не мешает, чтобы чувствительность эндотелиальных клеток, так же как и нервная чувствительность и другие функции, содействовали произведению воспалительной реакции у позвоночных.*

* См. мою статью «Об иммунитете» в British med. Journ. от 31 января 1891 г. После того как эта глава была приготовлена к печати, Массар и Борде высказали те же самые идеи в своем очерке роли химиотаксии лейкоцитов при инфекциях (Annales de l'Inst. Pasteur, 1891, стр. 417). Они признали, после своих собственных опытов, что отсутствие диапедеза при некоторых инфекциях обязано не параличу сосудорасширяющих центров, но именно отрицательной химиотаксии лейкоцитов. Вследствие этой работы возникла полемика между Шарреном и Глеем, с одной стороны, и Массаром и Борде — с другой (Comptes rendus de la Société de Biologie, 1891, стр. 705 и 710. См. также Бушар в Comptes rendus de l'Acad. d. Sc., 1891, стр. 524—529). Не входя в подробности этого спора, можно формулировать общий результат тем, что истинная причина отсутствия лейкоцитоза в месте, зараженном микробами при некоторых сильных инфекциях, состоит не в параличе сосудорасширителя, а в отрицательной химиотаксии. Гертвиг (Physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung, Jena, 1891) и Бухнер (Münch. med. Woch., 1891) высказались в том же смысле.



ЛЕКЦИЯ ДЕСЯТАЯ

Хронические воспаления.— Туберкулез как тип хронического воспаления.— Фагоцитарная роль туберкулезных клеток.— Уничтожение туберкулезных бацилл фагоцитами.— Сопротивление Meriones против туберкулезной заразы.—Проказа.

После обзора главных факторов воспаления у позвоночных является вопрос, остается ли взаимное отношение этих деятелей таким же и во всех случаях воспалительных реакций? При острых воспалениях происходит расширение сосудов, образуя экссудат, являющийся вследствие диапедеза, и сосудистый эндотелий приходит в деятельное состояние. Все эти три акта вызывают значительный приток фагоцитов к поврежденному месту.

Бывает ли то же самое при хронических воспалениях? Часто высказывалась мысль, что при остром воспалении происходят главным образом сосудистые явления с диапедезом; в хроническом же главную роль приписывали местным явлениям в тканях, без заметного содействия сосудистых и кровяных элементов.

Хронические и острые воспаления вызываются различными причинами — химическими, физическими и особенно биологическими. Иногда воспаление происходит от медленного действия какого-нибудь вредного вещества, например, свинца, фосфора или алкоголя, в других случаях—от продолжительного действия температур или иных вредных физических факторов. Чаще же всего оно вызывается непосредственным действием микробов и их токсинов.

Возьмем как пример хронического воспаления образование туберкулов при чахотке или при какой-нибудь другой грануляционной опухоли. Выбор этого примера объясняется важностью, представляемою туберкулами с патологической точки зрения; кроме того, еще и тем, что в его образовании главная роль приписывается именно неподвижным элементам тканей.

По теории Баумгартена,* принятой большинством патологов, фагоцитарные клетки в общем и лейкоциты в частности не имеют никакого или почти никакого значения в образовании туберкула. На появление последнего смотрят как на результат размножения местных неподвижных элементов, вызванного соседством с туберкулезными бациллами. Так, по этой теории легочный туберкул развивается особенно на счет эпителиальных клеток альвеол, печеночный — на счет печеночных клеток, а также эпителиальных клеток желчных каналов; почечный — образуется вследствие размножения эпителиальных клеток мочевых канальцев и т. д.

Соединительная ткань также содействует своими неподвижными и эндотелиальными элементами образованию туберкулов. Лейкоциты играют при этих явлениях вполне второстепенную роль и только гораздо позднее входят в развитие туберкула.

По этой теории на туберкулез нужно смотреть не как на настоящее воспаление; или же, если его признать за таковое, то окажется, что хроническое воспаление развивается совершенно или почти независимо от фагоцитов вообще и лейкоцитов в частности.

Чтобы ускорить образование туберкулов, можно впрыснуть бациллы птичьего туберкулеза в вену кролика, животного, как известно, очень чувствительного к этим бактериям. Через несколько дней уже появляются микроскопические ту-

* Tuberkel und Tuberkulose, Berlin, 1885 (оттиск из Zeitschr. f. klin. Med.).

беркулы, могущие служить типическим примером подобного рода образований.

Исследуя печень, мы увидим, что туберкулезные, эпителиоидные и гигантские клетки образуются исключительно на счет фагоцитарных элементов, т. е. больших одноядерных лейкоцитов и звездчатых клеток Купфера, эндотелиального происхождения. Никогда ни одна печеночная или эпителиальная клетка не способствует образованию туберкулеза. Правда, редко находят ядра этих элементов в состоянии кариокинетического деления, но это размножение не стоит в прямой связи с образованием туберкулов и служит только к регенерации элементов собственно печеночной ткани.

Печеночный туберкул, развиваясь на счет фагоцитных клеток мезодермического происхождения, образуется не вследствие их размножения, но главным образом вследствие их скопления. Фагоциты собираются в кучки, составляющие первоначальный туберкул. Внутри этих туберкулезных фагоцитов находятся бациллы, захваченные амебовидными клетками. Эпителиоидные клетки сливаются по нескольку вместе для образования гигантских клеток, в то время как большое количество одноядерных лейкоцитов и лимфоциты увеличивают собою число элементов туберкула. Лимфоциты не составляют сами по себе фагоцитов, но становятся таковыми после превращения в эптелиоидные клетки.

Печеночный туберкул не имеет смешанного происхождения (как следует из теории Баумгартена), но вполне мезодермическое и состоит из амебовидных и фагоцитных клеток. Это мнение подтверждается развитием легочного туберкула. Легочные туберкулы образуются на счет эндотелиальных клеток сосудов, а также из лейкоцитов и являются результатом не размножения этих клеток, а их соединения помощью амебовидных движений. Клетки этих туберкулов захватывают туберкулезных бацилл, обнаруживая, таким образом, свои фагоцитные свойства. В тех случаях, когда так называемые «пыльные клетки» (Staubzellen) содействуют образованию туберкулов,

мы также имеем дело с фагоцитными элементами, происшедшими из одноклеточных лейкоцитов.*

Туберкулы селезенки и лимфатических желез развиваются также вследствие соединения больших одноядерных фагоцитов этих органов. Подобные же новообразования у морских свинок и сусликов, произведенные туберкулезными бациллами (человеческого или птичьего туберкулеза), подтверждают то же правило: *туберкул состоит из скопления фагоцитов мезодермического происхождения*; *эти фагоциты приходят к месту нахождения бацилл и захватывают их*. Фагоциты остаются в форме эпителиоидных клеток или превращаются в гигантские клетки. Последние могут развиваться различными способами, приводящими всегда к образованию больших протоплазматических масс, заключающих многочисленные ядра. Ядра размножаются иногда посредством как бы почкования, например у сусликов, но чаще всего они появляются из клеток, слившихся в пласмодии. Может быть, ядра размножаются иногда путем кариокинеза, но это не было еще ни разу достаточно доказано.

Участие лейкоцитов в образовании туберкула есть установленный факт; лейкоциты эти принадлежат только к категории одноядерных. Многоядерные же захватывают очень легко туберкулезных бацилл, но скоро погибают и становятся вместе с заключенными в них микробами добычей различных одноядерных фагоцитов, которых можно назвать общим именем «макрофагов». Они гораздо лучше сопротивляются туберкулезным бациллам и даже часто разрушают их.

Так, мне удалось наблюдать очень характерное перерождение человеческих и птичьих туберкулезных бацилл в эпите-

* См. работу Чистовича, сделанную в моей лаборатории, в Annales de l'Inst. Pasteur, 1889, стр. 337. В. А. Афанасьев в исследованиях над развитием легочного туберкула кролика, привитого бациллами человеческой чахотки, доказал, что в этом случае туберкул есть вполне фагоцитарное новообразование. Работа эта была сделана в моей лаборатории.

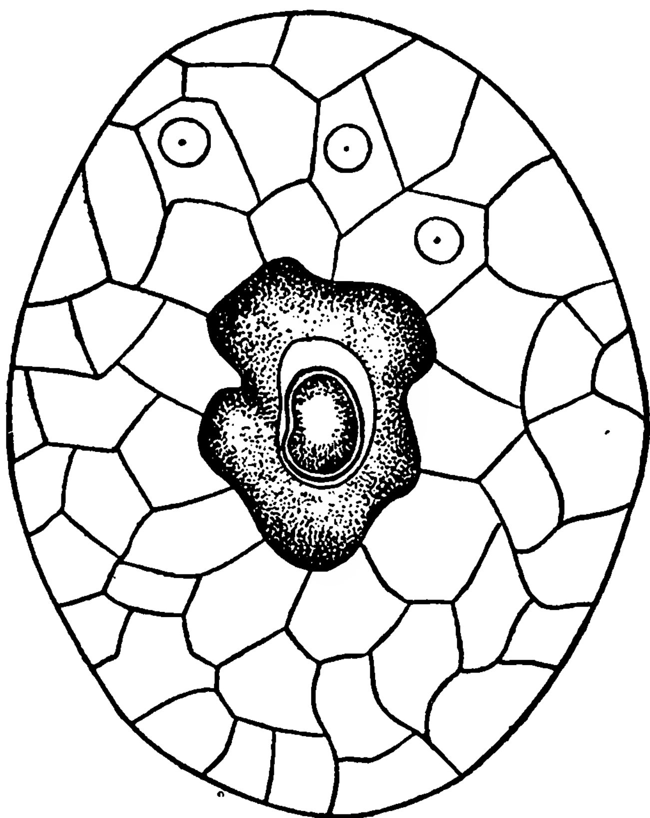
лиоидных и особенно в гигантских клетках сусликов, животных, обыкновенно хорошо сопротивляющихся туберкулезу.* Под влиянием этих клеток бациллы становятся большей величины и теряют постепенно способность окрашиваться. Обыкновенно прежде всего теряет окраску центральная часть, иногда же, наоборот, периферическая. Затем бацилла превращается в желтоватое тело, в форме сосиски, внутри которого заметен очень тонкий канал. Измененные таким образом бациллы соединяются в массу, имеющую характерный вид куска янтаря, и бросаются в глаза по своей буроватой окраске. Все такие изменения никогда не происходят ни в культуре, хотя там и бывает много мертвых бацилл, ни вообще в другом каком-нибудь месте вне туберкулезных клеток. Вследствие этого они должны рассматриваться как результат фагоцитного действия последних.

Измененные бациллы напоминают нам перерождения, происходящие при кистировании грегарин, а также в личинках нематод, окруженных фагоцитами дождевого червя. Во всех подобных случаях происходят ненормальные выделения со стороны паразитов под влиянием окружающих или заключающих их фагоцитных клеток.

Изменения бацилл, совершенно сходные с только что описанными, наблюдались также в гигантских клетках кроликов и очень редко в тех же клетках морских свинок. Наоборот, мне никогда не удавалось найти этот способ разрушения бацилл ни у рогатого скота (при жемчужной болезни), ни у человека. Сопротивление организма в этих случаях бывает, однако,

* См. мою работу в Virchow's Archiv, т. CXIII, 1885, стр. 63. Собранные в ней данные о туберкулезе суслика относятся к бациллам птичьего туберкулеза. Позднейшие опыты показали мне, что суслик более чувствителен к человеческому туберкулезу, но, несмотря на это, он разрушает большое количество этих бацилл тем же способом превращения их в желтые тела. На Лондонском конгрессе Бардах сообщил факты, доказывающие большую чувствительность сусликов к вирусу человеческого туберкулеза, которым он пользовался в своих опытах.

очень ясно выражено. Уже давно наблюдали на туберкулах образование известкового покрова как средства выздоровления человека от чахотки. Чтобы дать более точное понятие о подобной реакции, я могу привести случай сопротивления организма Meriones Shawi против туберкулезного вируса. Этот грызун не абсолютно невосприимчив к туберкулезу, но переносит эту болезнь гораздо лучше, чем многие близкие ему родичи. Meriones, привитые под кожу или в глаз культурою человеческого туберкулеза, сопротивляются заболеванию долгие месяцы.



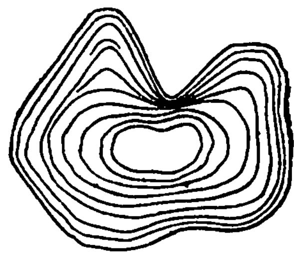
Фиг. 62. Туберкул Meriones, заключающий известковое тело.

Умертвив Meriones через 6—8 месяцев после прививки, находим у них в органах брюшной полости, в легких и в лимфатических железах много туберкулов. Но эти туберкулы не представляют в большинстве случаев явлений некроза или казеозного перерождения. Туберкулезная ткань, состоящая из живых клеток, заключает бациллы, из которых большая часть представляет замечательное перерождение, требующее более подробного описания.

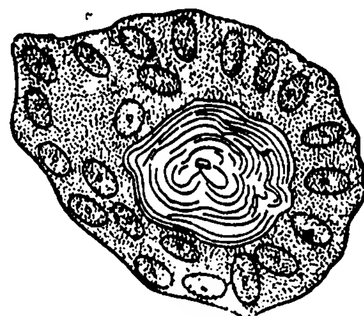
Особенно усиленная борьба организма происходит в селезенке Meriones. Этот орган усыпан маленькими туберкулами, состоящими из эпителиоидных и гигантских клеток, не подвергшихся некрозу. Туберкулезные клетки заключают небольшое количество обыкновенных туберкулезных бацилл, гигантские же клетки содержат очень характеристичные известковые тела (фиг. 62). Под микроскопом все они в большинстве случаев имеют вид цифры 8 и очень сильно преломляют свет. Иногда они имеют просто округленную или неправильную форму. При действии кислот известковая соль (фосфорнокис-

лая известь) растворяется, оставляя целый ряд довольно тонких концентрических слоев (фиг. 63).

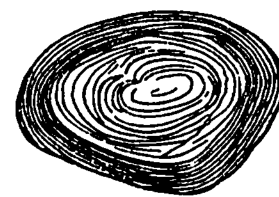
Эти известковые тела представляют большое сходство с образованиями, описанными Шюппелем * в золотушных железах и найденными различными авторами во многих случаях туберкулеза лимфатических желез человека ** (фиг. 64, 65). У человека происхождение этих известковых полосатых тел еще совершенно темно, тогда как у Meriones оно может быть



Фиг. 63. То же известковое тело, обработанное разведенной кислотой.



Фиг. 64. Человеческий золотушный туберкул, заключающий известковое тело (по Шюппелю).



Фиг. 65. Известковое тело, заключенное в брыжеечном узле человека (по Циглеру).

очень легко выяснено. Микроскопическое исследование намазанных препаратов или разрезов (окрашенных по способу Грама или Циля) тотчас показывает, что известковые тела представляют состояние перерождения туберкулезных бацилл внутри гигантских клеток грызуна. Молодые бациллы окрашиваются нормально и в общем не представляют ничего особенного. Но рядом встречаются другие гигантские клетки (табл. III, фиг. 4), где бациллы (*a*) одеты толстым слоем аморфного и бесцветного вещества (*b*). Выделение этого вещества становится все более и более обильным, так что бациллы бывают

---

* Untersuchungen über Lymphdrüsen-Tuberkulose, Tübingen, 1871, стр. 104, и табл., фиг. 3, 4.

** Ziegler, Lehrbuch d. pathol. Anat., изд. 6-е, т. II, 1890, стр. 98, фиг. 50.

окружены несколькими концентрическими слоями. Часто микробы еще сохраняют свою характеристичную окраску генцианом или фуксином, но еще чаще вполне ее утрачивают, принимая добавочную окраску (фиг. 5).

Иногда в центре известкового тела можно видеть бациллу, разделенную надвое, причем одна половина сохраняет еще первоначальную окраску, тогда как другая лишилась ее (фиг. 6). Целым рядом постепенных преобразований можно притти к обесцвеченным бациллам, следы которых еще заметны по ясно обозначенному контуру (фиг. 7). В конце концов бацилла ничем не отличается от окружающей среды (фиг. 8), и дело кончается полным ее исчезновением (фиг. 9). Последняя стадия, встречаемая чаще всего, представляется нам в виде полосатых известковых тел.

В то время как слои пропитаны фосфорнокислой известью, оболочки, не поддающиеся действию слабых кислот, состоят из вещества, одинакового с тем, которое составляет оболочку туберкулезной бациллы. Подобно этим последним, они растворяются концентрированными кислотами, вовсе не изменяются от действия щелочей и не дают красного окрашивания с реактивом Милона.

После всего сказанного надо допустить, что концентрические слои представляют собою выделения, совершенно аналогичные тем кутикулам, которые мы заметили у грегарин и нематод, окруженных фагоцитами дождевого червя. У Meriones мы видим присутствие нескольких оболочек, появляющихся у бациллы, которая защищается против захватившей ее гигантской клетки. С другой стороны, очень вероятно, что фосфорнокислая известь отлагается самой гигантской клеткой при ее реакции против бациллы.

Итак, борьба двух живых организмов — туберкулезной бациллы и гигантской клетки Meriones — производится с помощью выделений. Бацилла защищается выделением кутикулярных оболочек и, вероятно, также выделением токсинов, а гигантская клетка отлагает известь, в которую она замуро-

вывает бациллу, что кончается во многих случаях смертью этой последней. По всей вероятности, гигантская клетка производит также пищеварительные жидкости, служащие ей для переваривания бациллы.

Отложение фосфорнокислой извести требует щелочной среды внутри гигантской клетки, что и может быть доказано различными реакциями. Так, сернокислый ализарин, весьма чувствительный реактив, дает резкое фиолетовое окрашивание, обнаруживая этим щелочное содержимое гигантской клетки и известкового тела, произведенного бациллой. Очень сильное окрашивание гематоксилином подтверждает тот же факт (фиг. 8). Исследования определенных условий борьбы между микробом и фагоцитом представляют величайший интерес и составят предмет особого исследования. Здесь же мы будем иметь в виду только то заключение, что гигантские клетки, столь характерные вообще для туберкулеза, представляют действительно специальную форму фагоцитов, очень деятельных в своей борьбе против микробов. Это заключение было подтверждено Судакевичем,* открывшим свойство гигантских клеток лупуса переваривать эластические волокна кожи, что указывает на очень сильную пищеварительную способность этих клеток. В этом отношении гигантские клетки туберкулов можно сравнить с остеокластами — гигантскими клетками, резорбирующими кость.

По теории Вейгерта,** принятой Кохом*** и некоторыми другими патологами, гигантские клетки туберкулов представляют явление частного некроза, препятствующего делению протоплазмы. Против этой теории можно возразить, помимо приведенных фактов замечательной стойкости клеток, еще и их способностью делиться на клетки меньшей величины. Факт отсутствия кариокинеза при этом делении не заключает в себе

* Virchow's Archiv, т. CXV, 1889, стр. 264.

** Deutsche med. Wochenschr., 1885, и Fortschritte der Medicin, 1888, стр. 809.

*** Deutsche med. Wochenschr., № 3, стр. 102, год 1891.

ничего удивительного, так как в этом случае с самого начала ядра многочисленны, и делению подвергается только протоплазма клетки.

Если принять мнение, высказанное некоторыми авторами и в последнее время Куном,* что раздробление ядра, увеличивая его поверхность, содействует усилению внутриклеточного питания, то легко можно понять полезность увеличения числа ядер в клетках, переваривающих сопротивляющиеся тела. Не надо забывать, что во время внутриклеточного пищеварения многих беспозвоночных животных часто образуются пласмодии и что эти же самые соединения клеток часто появляются во время фагоцитных реакций губок, медуз, иглокожих, моллюсков, дафний и др. Туберкулезные клетки, с помощью которых организм реагирует против микробов, часто сами погибают под влиянием этих последних и образуют тогда характеристичные некрозные и казеозные массы. С одной стороны, такой исход объясняется, вероятно, отсутствием в туберкулах кровеносных сосудов. Недостаток питания уменьшает жизненность и деятельность фагоцитов. В случаях значительного воспаления при впрыскивании туберкулина Кох наблюдал улучшение в состоянии свинок; другие исследователи при тех же условиях замечали временное улучшение у человека. Вероятно, здесь примешивается влияние воспаления, причем питание туберкулезных клеток улучшается; они становятся более деятельными и вследствие этого могут более сопротивляться бациллам.

Пример хронического воспаления, выбранный с целью уяснить его сущность, показал нам, что в этом случае происходит реакция фагоцитных элементов мезодермического происхождения.

Если преобладание макрофагов было бы сочтено указанием на отсутствие лейкоцитов, то не надо забывать, что между макрофагами туберкулов находится много одноядерных лейко-

* Physik. ökon. Gesellschaft zu Königsberg, 3 апреля 1890.

цитов. Их частое присутствие в крови чахоточных было уже констатировано Эрлихом.*

Проказа — хроническая болезнь, близкая к туберкулезу, должна неоспоримо рассматриваться как борьба мезодермических фагоцитов, борьба, продолжающаяся долгие годы, против вторжения специфической бациллы. Хотя до сих пор еще не знают точным образом происхождения макрофагов, известных под именем лепрозных клеток, тем не менее весьма вероятно, что они происходят из эпителиальных и соединительнотканных клеток, так же как и из одноядерных лейкоцитов. Эти клетки соединяются для произведения гранулем и функционируют в качестве фагоцитов, разрушая находящихся в них бацилл. Исследования Нейссера** и Кебнера,*** так же как и позднейшие работы Судакевича**** и Савченко,***** не оставляют никакого сомнения в общем характере клеточной патологии проказы. Мне приходилось несколько раз изучать кожную и печеночную проказу (между прочим, по препаратам Мускатблита, сделанным в моей прежней одесской лаборатории), и я могу подтвердить, что в этих случаях все лепрозные клетки имели характер мезодермических фагоцитов. В печени эндотелиальные клетки чаще всего захватывают лепрозных бацилл; внутри этих клеток можно заметить громадное количество вакуолей. Такое вакуолярное перерождение — если на него смотреть в связи с явлениями фагоцитной борьбы — должно быть понято как обильное выделение пищеварительных жидкостей, подобное тому, какое мы находим у простейших в период внутриклеточного пищеварения. Внутри лепрозных клеток вообще и в кожных в частности часто можно найти множество разрушенных бацилл, что указывает на терапевти-

* Charité-Annalen, т. XII, 1887, и Farbenanalytische Untersuchungen. etc., т. I, 1891, стр. 124.

** Virchow's Archiv, т. LXXXIV, 1881, стр. 520.

*** Там же, 1882, т. LXXXVIII, стр. 299.

**** Beiträge zur pathol. Anat. (Ziegler), т. II, вып. 1.

***** Там же, т. IX, стр. 241.

ческую роль фагоцитов. Буане и Борелю * не удалось подтвердить этой роли фагоцитов или потому, что они имели дело с исключительными случаями, или, что еще вероятнее, вследствие недостаточности их наблюдений.

Между туберкулезными заболеваниями есть одно, представляющее для нас совсем особенный интерес. Это — туберкулез почек у собак и легочный туберкулез кошек, производимый нематодами и недавно изученный Эпштейном и Николаером,** Здесь происходит образование настоящих туберкулов из одних эпителиодных клеток (у собак) или вместе с гигантскими (у кошек). Туберкулы развиваются вокруг личинок нематод. Каждый туберкул у собак заключал по одной живой личинке, окруженной массою туберкулезных клеток. Мы видим в данном случае скопление фагоцитов вокруг бесспорно живого организма. Пример этот показывает нам поразительную аналогию с наблюдением (5-я глава) у дождевого червя скопления фагоцитов вокруг живых личинок Rhabditis. Мы видим здесь снова, что соединение амебовидных клеток может быть вызвано живыми организмами и вовсе не требует присутствия мертвых веществ или трупных паразитических выделений. К сожалению, эти случаи туберкулеза, вызванного животным паразитизмом, недостаточно изучены, и еще не знают ничего точного о происхождении и развитии их туберкулов.

По исследованиям Бро,*** существует большая аналогия между явлениями хронического воспаления, вызванными туберкулезными бациллами, и между процессом, известным под именем *гипертрофического цирроза*. В обоих случаях происходит реакция соединительной ткани или, скорее, вообще мезодермических элементов; эта реакция продолжается долгие периоды.

Если даже допустить, что конечная причина цирроза есть химические яды, как свинец, алкоголь и др., то и тогда остается

* Comptes rendus de la Société de Biologie, 1890, стр. 38.
** Virchow's Archiv, т. CXVIII, 1889, стр. 432, табл. XIII, XIV.
*** Archives générales de Médicine, 1888, стр. 47.

аналогия этих патологических процессов. Но только при инфекционных хронических воспалениях фагоциты направляются к паразитам, тогда как при циррозах эти клетки нападают главным образом на элементы, ослабленные действием ядов. Результат может быть совершенно различный, так как в одном случае фагоциты разрушают микробов, а в другом они уничтожают клетки самого организма. Последний случай сближает хронические воспаления с явлениями атрофии, которые должны быть изучены отдельно.



ЛЕКЦИЯ ОДИННАДЦАТАЯ

Серозные воспаления.— Две группы этой формы воспаления.— Теория бактерицидных свойств жидких сред организма и серозный экссудат.— Антитоксические свойства серума и серозные воспаления

Существенным элементом всех воспалений — как хронических, так и острых, гнойных, фибринозных или катаральных — является резко выраженная фагоцитная деятельность.

В одних только серозных воспалениях число фагоцитов настолько незначительно, что они не могут играть преобладающей роли. Но в настоящее время наши сведения относительно серозного воспаления еще очень не полны.

Насколько можно судить по опытам с животными, серозное воспаление проявляется в различных формах. Во-первых, оно имеет серозный характер в случаях отрицательной чувствительности лейкоцитов. Тогда эти последние не мигрируют к месту раздражения и не содействуют этому образованию экссудата. Но так как стенки сосудов тем не менее реагируют, то сквозь их поры просачивается жидкость, составляющая серозный экссудат и почти совершенно лишенная лейкоцитов. Этот экссудат заключает часто очень значительное число болезнетворных микробов, беспрепятственно размножающихся в нем. Животный организм, лишенный, таким образом, фагоцитарной защиты, вскоре становится добычей микробов. В эту категорию серозных воспалений входят наиболее острые и смертельные болезни. Сюда относится, например, септицемия,

производимая вибрионом у птиц и у морских свинок, сибирская язва у мелких грызунов — мышей и морских свинок — и еще некоторые другие инфекции. При вышеупомянутой септицемии вибрион свободно размножается в серозном экссудате, почти совершенно не заключающем лейкоцитов. У сибиреязвенных животных серозный экссудат, однако, содержит только небольшое количество бактеридий, несмотря на то, что скопляется у самого места инфекции или по соседству его.

В другой группе серозных воспалений бактериального происхождения микробы вовсе не находятся в серозном экссудате, образующемся в местах более или менее отдаленных от инфицированного очага.

Так, Ру и Иерсен * показали, что серозный плеврит, часто сопровождающий дифтерит у морских свинок, не заключает бактерий. Они локализируются на месте прививки. Ни в одном из десяти случае серозного воспаления, исследованного Циммерманом ** при флегмонах и других гнойных заболеваниях, серозный экссудат не заключал микробов. Естественно возникает вопрос: можно ли смотреть на этот серозный выпот как на реакцию со стороны организма? И, в таком случае, какую выгоду представляет подобная реакция для зараженного организма?

Разбирая этот вопрос, прежде всего останавливаешься на мысли о способности транссудата убивать микробов, защищая, таким образом, организм. Но оказывается, что воспалительный отек служит, напротив, очень благоприятной средой для различных бактерий. Например, хотя сибиреязвенная серозная жидкость обыкновенно заключает только небольшое количество бактерий, она тем не менее может служить им питательной средой. Если ввести споры сибирской язвы в серозный отек, произведенный у невосприимчивого животного предшествовавшей прививкой, то эти споры прорастут и дадут

* Annales de l'Inst. Pasteur, 1888, стр. 635 и сл.

** Münchener med. Wochenschr., 1888, № 9, стр. 141.

новое поколение бацилл.* Поэтому незначительное количество их в серозном экссудате вовсе не доказывает способности последнего убивать бактерии.

Человеческий туберкулез также часто сопровождается серозным плевритом, не заключающим бацилл. Однако их отсутствие объясняется вовсе не свойством экссудата убивать бактерии. Их не было в нем с самого начала; их присутствие неизбежно привлекло бы лейкоцитов, в которых они возбуждают явную положительную химиотаксию. Что касается дифтерита, то не может быть сомнения в полном отсутствии при нем бацилл в серозном экссудате, так как микроб этой болезни всегда остается локализированным у места прививки.

Десять случае, исследованных Циммерманом, касались заболеваний, произведенных гноеродным стрептококком и стафилококком. Относительно же этих двух микробов было доказано Штерном,** что экссудат человека не убивает их. А между тем экссудат, исследованный Циммерманом, никогда не заключал микробов.

Этот анализ фактов не дает возможности допустить, чтобы серозное воспаление служило организму средством уничтожения патогенных микробов. Такой вывод подтверждается результатами, добытыми относительно свойств жидких сред вообще убивать бактерии. Несмотря на все попытки доказать активную роль этого свойства в уничтожении микробов и в приобретении иммунитета, необходимо притти к заключению, что этот фактор не имеет большого значения.

Чем более изучали способность серума убивать бактерии, тем более приходилось убеждаться, что она не имеет никакого отношения ни к тому, что происходит в живом организме, ни к иммунитету. Один из главных инициаторов теории свойства жидких сред убивать микробов — Беринг — после большого количества самостоятельных опытов должен был высказать сомнение относительно того, чтобы такое действие крови,

* Annales de l'Inst. Pasteur, 1890, стр. 201 (о крысах).

** Zeitschr. f. klin. Med., т. XVIII, 1890, стр. 62.

лишенной своих клеточных элементов, было действительной причиной иммунитета.* Многочисленные опыты, сделанные им совместно с Ниссеном,** доказали, что свойство серума убивать бактерии только в исключительных случаях совпадает с естественным или искусственным иммунитетом. Так, оно наиболее резко выражено у крысы по отношению к сибирской язве и у морской свинки — по отношению к Vibrio Metchnikowii.

Хотя факты, открытые Берингом с Ниссеном, совершенно верны и хотя серум крысы действительно часто убивает сибиреязвенных бактеридий, точно так же как кровяная сыворотка вакцинированных морских свинок убивает Vibrio Metchnikowii, тем не менее даже здесь такое действие обнаруживается только in vitro, но не в самом животном организме.

Хавкиным,*** Ру и мною**** было доказано, что вне организма серум крыс, даже не иммунных к сибирской язве, тем не менее убивает бактеридий. С другой стороны, запятые Vibrio Metchnikowii легко уничтожаются in vitro серумом вакцинированных морских свинок, но остаются живыми внутри организма тех же животных. Эти микробы, привитые под кожу или в глаз иммунной морской свинке, живут там довольно продолжительное время и кончают тем, что приспособляются к жизни в приготовленном серуме этих животных.***** Еще более ранние исследования Любарша****** и мои собственные******* доказывают невозможность делать какие бы то ни было выводы относительно явлений, происходящих в организме, на основании опытов с серумом in vitro. Недавние опыты Бухнера, Ибенера и Редера******** также показывают, что свойство серума убивать

---

* Deutsche med. Wochenschr., 1891, № 19, стр. 655.

** Zeitschr. f. Hygiene, т. VIII, 1890, стр. 424.

*** Centralbl. f. Bacteriol., 1891, стр. 378.

**** Annales de l'Inst. Pasteur, 1891, стр. 479.

***** Там же, стр. 465.

****** Centralbl. f. Bacteriol., 1889.

******* Virchow's Acrhiv, т. CXIV, 1888, стр. 472.

******** Münchener med. Wochenschr., 1891, № 32 и 33.

микробов резко обнаруживается при непосредственном соприкосновении его с микробами в пробирке. Но если в тот же серум ввести те же микробы, только завернутые в фильтровальную бумагу, то проявление его свойства убивать микробов значительно ослабевает.

Итак, рассмотренные факты доказывают, что экссудат серозного воспаления не может служить организму естественным средством для уничтожения бактерий. Роль эта по существу выполняется фагоцитами. Но так как в инфекции имеют значение не одни микробы, а также и их ядовитые продукты, то очень может быть, что серозный экссудат служит для ослабления или изменения действия этих продуктов.

В пользу этой гипотезы говорит замечательное открытие Беринга и Китазато* — открытие антитоксических свойств иммунного организма.

Они констатировали, что серум кролика, вакцинированного против тетануса, уничтожает значительные количества тетанического яда. Этот факт был подтвержден Вальяром, Тицони и Каттани. Беринг** наблюдал аналогичные факты, хотя менее ясно доказанные, относительно дифтерита. Г. Клемперер*** также допускает, что кровь и серум кроликов, вакцинированных против пнеймонии, и человека, перенесшего кризис этой болезни, имеют свойство уничтожать яд пнеймонии.

Итак, может быть, серозный экссудат, не будучи в состоянии убивать микробов, уничтожает тем не менее их токсины? Это предположение как будто подтверждается присутствием дифтеритических токсинов в плевритическом экссудате зараженных морских свинок — факт, констатированный Берингом. Но у человека, у которого дифтерит часто кончается выздоровлением, мы не имеем серозного экссудата.

* Deutsche med. Wochenschr., 1890, стр. 1113.
** Там же, стр. 1145.
*** Berliner Klin. Wochenschr., 1891, № 34 и 35.

Крупозная пневмония служит также примером болезни, где предполагаемое уничтожение токсинов не связано с серозным воспалением (если только можно принять, что болезнь эта связана с произведением антитоксинов, как это утверждают г. г. Клемперер).

Столбняк отличается отсутствием серозного экссудата; между тем именно эта болезнь имеет всего более токсический характер, и вакцинация против нее вызывает наибольшее производство антитоксинов. Вальяр, имеющий большую опытность относительно столбняка, словесно сообщил мне, что явления серозного воспаления совершенно отсутствуют как у тетанических животных, так и у предохраненных серумом вакцинированных.

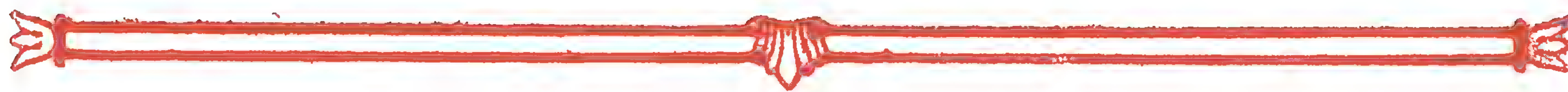
С другой стороны, туберкулез, так часто сопровождаемый серозными экссудатами, должен быть отнесен к типу наименее токсических болезней. (Доказательством может служить, между прочим, морская свинка, столь чувствительная к туберкулезу, несмотря на замечательную нечувствительность к туберкулину). Другой пример представляет болезнь, производимая Vibrio Metchnikowii. Как восприимчивые, так и вакцинированные против нее морские свинки всегда реагируют на введение Vibrio Metchnikowii сильным выделением серозного экссудата; между тем именно здесь не образуется антитоксинов. Этот вывод основан на том факте, что животные, вакцинированные против самого микроба, остаются чувствительными к его токсинам, что несовместимо с присутствием антитоксинов.

Итак, вообще известные нам факты не подтверждают гипотезы, будто серозное воспаление есть благодетельная реакция организма, направленная специально к превращению токсинов в антитоксины. Тем не менее надо иметь в виду, что наши сведения о производстве антитоксинов находятся еще в зачаточном состоянии. Поэтому поставленный вопрос может быть разрешен только при дальнейшей разработке задачи.

Нам остается рассмотреть еще одну гипотезу. Если серозный экссудат не связан с производством антитоксинов, то,

быть может, он служит для разбавления ядовитых продуктов и уменьшения этим путем их вредного влияния? Ставши на сравнительно-патологическую точку зрения, мы должны будем констатировать, что серозное воспаление генеалогически гораздо более позднего происхождения, чем воспаление, связанное с лейкоцитарной реакцией. Мы не встречаем и следа серозного воспаления ни у кого из беспозвоночных, у которых мы видели, однако, скопление фагоцитов вокруг посторонних тел. Это касается не только существ, лишенных кровяной жидкости (как губки, бескишечные, личинки иглокожих), но и таких, у которых развита кровеносная система. Даже у амфибий, где фагоцитарная деятельность так резко выражена, не образуется сколько-нибудь заметного жидкого экссудата. Мне удавалось только в исключительных случаях наблюдать слабое скопление жидкости в воспалительных очагах плавника головастика или личинки хвостатых амфибий.

Итак, с какой бы точки зрения ни рассматривать серозное воспаление, оно всегда оказывается второстепенным явлением сравнительно с воспалением в строгом смысле, т. е. с таким, при котором происходит скопление фагоцитов у воспаленного очага.



ЛЕКЦИЯ ДВЕНАДЦАТАЯ

Приложение добытых фактов к критике теорий притяжения питательных веществ и повреждения сосудистых стенок.— Опыты Конгейма с языком лягушки.— Возбудители воспаления, введенные в кровь.— Реакции у беспозвоночных как аргумент против теории Конгейма.— Борьба организма против внешних деятелей.— Роль внутриклеточного пищеварения.— Фагоциты.— Hemitis.— Примеры: возвратный тиф, болезнь дафний.— Туберкулез.— Сущность воспаления.— Чувствительность фагоцитов.— Ее прогрессивный ход.— Чувствительность эндотелиальных клеток.— Определение воспаления.— Воспаление не есть регенерация.— Воспаление не есть резорбирование.— Возражения, сделанные против биологической теории воспаления.— Витализм.— Телеология.— Отсутствие фагоцитов в угрожаемых местах.— Несовершенство воспалительной реакции.— Активное вмешательство человека.— Сравнительная патология

Сделавши обзор главных явлений воспалительной реакции в животном царстве, мы можем спросить себя, насколько факты этой реакции согласуются с различными теориями, приведенными в первой главе.

Бесполезно долго останавливаться на невозможности объяснить эти факты теорией питания, требующей значительного притока питательных веществ к воспаленному месту, и ненормального размножения местных элементов. По мнению Вирхова,* воспаление начинается с того момента, когда появляется расстройство в питании. Расстройства состоят в способности

* Cellularpathologie, изд. 4-е, 1871, стр. 475.

«притягивать, т. е. непосредственно поглощать и изменять, смотря по обстоятельствам, большие количества питательных веществ». Здесь происходит усиленное питание клеток воспаленного органа на счет жидкой части крови. Смотря на вещи с этой точки зрения, Вирхов объясняет самые характерные воспалительные явления не как спасительную реакцию, но как процесс, существенная сторона которого проявляется в его остром характере и особенно в опасности его для организма (l. c., 399).

По теории Самуэля и Конгейма, сущность воспаления состоит в молекулярном повреждении сосудистой стенки. Измененная вследствие какого-нибудь вредного влияния, стенка теряет свою способность удерживать элементы крови, которые и проходят совершенно пассивно наружу, чтобы направиться к месту наименьшего сопротивления. Воспаление не есть, следовательно, реакция организма против внешних деятелей, но просто первичное повреждение кровеносных сосудов. Один опыт Конгейма очень резко выясняет его точку зрения. Если с помощью лигатуры остановить на 48 часов кровообращение в языке лягушки и если потом расправить язык, то оно восстановляется, но со всеми признаками воспалительного кровообращения, т. е. с периферическим расположением лейкоцитов, сопровождаемым диапедезом. Этот факт, по мнению Конгейма, есть прямое следствие повреждения сосудистой стенки от продолжительной анемии. «Я признаю неоспоримым,— прибавляет Конгейм,*— что причину воспаления в этом случае надо искать в самих сосудах; все, что происходит вне сосудов, производит впечатление слишком второстепенных изменений, чтобы ими можно было что-нибудь объяснить». Между тем вне сосудов происходят очень важные явления. Периферические ткани, лишенные питания и защиты крови, должны подвергнуться нападению со стороны микробов, находящихся в изобилии в ротовой полости. Все ткани или некоторые из них должны

* Die embolischen Processe, 1873, стр. 51.

в то же время претерпевать явления вырождения, так что все это может дать внешнее возбуждение, достаточное для того, чтобы вызвать воспалительную реакцию. Пример, приведенный Конгеймом, вполне выясняет его теорию, но не доказывает ее.

Чтобы вызвать центральное, так сказать, повреждение сосудов, независимое от повреждения других органов, расположенных на периферии, есть очень простое средство, а именно — ввести раздражителя внутрь самих сосудов. В той же работе Конгейма «об эмболиях» приводятся опыты, которые должны произвести эмболические абсцессы. С этой целью Конгейм впрыскивал в артерии лягушек множество веществ, которые должны были вызвать значительное воспаление, например, шарики ртути, порошок шпанской мухи, частицы сгнившей говядины, но все было напрасно. Никогда эти вещества не производили воспаление, тогда как, введенные под кожу, они вызвали очень сильную реакцию. Если воспаление есть только изменение сосудистых стенок, то как объяснить отсутствие этого изменения в случаях непосредственного влияния раздражающей причины?

Рядом с опытами Конгейма можно привести много других фактов, дающих тот же результат. Часто патогенные микробы, обыкновенно столь сильные возбудители воспаления, не производят никаких экссудативных явлений, если они находятся в крови. В возвратном тифе кровь переполнена спириллами, которые своими винтообразными движениями, а также, вероятно, своими токсинами, действуют прямо на сосудистую стенку.

По теории Конгейма, эти стенки должны были бы неизбежно быть изменены и дать проход элементам крови наружу. Между тем при возвратном тифе, когда тело больного «воспалено» в высшей степени, в органах вовсе не происходит воспаления. Многие другие микробы, например сибиреязвенные, производят сильное воспаление, если их прививать под кожу, и не причиняют ровно никакого воспаления, в смысле Конгейма, если они находятся в крови.

Подобные же явления наблюдаются при впрыскивании туберкулезных бацилл в кровь, между тем как при введении их вне сосудов неизбежно происходит экссудативное воспаление.

Кроме этих фактов, вовсе не объясняемых теорией первоначального повреждения сосудистых стенок, вся сравнительная патология говорит против взгляда Конгейма. Реакционные явления у беспозвоночных показывают, что инфильтрация предшествует сосудистым явлениям и что лейкоциты не профильтровываются пассивно, а направляются к поврежденному месту с помощью своей чувствительности и амебовидных движений.

Но если теории Вирхова и Конгейма не могут быть приняты при настоящем состоянии наших знаний, нужно ли поэтому оставлять всякую надежду понять воспалительные явления и довольствоваться их простым описанием, как это делает большая часть современных патологов?

Изучение воспаления с точки зрения сравнительной патологии показывает прежде всего, что это явление есть по существу реакционное. Организм, угрожаемый каким-нибудь вредным деятелем, защищается средствами, которыми он располагает. Так как мы видели, что даже самые низшие одноклеточные животные не относятся пассивно к вредным для них деятелям, а, напротив, борются с ними, то неужели же наиболее развитые организмы, как человек и млекопитающие, не будут действовать так же? Итак, должна быть неоспоримая борьба зараженного организма против вредного деятеля; но в чем же состоит эта борьба? Эволюция воспаления доказывает, что именно это явление есть наиболее распространенное и наиболее деятельное средство защиты в животном мире.

«Primum movens» воспалительной реакции есть пищеварительное действие протоплазмы, проявляемое относительно вредного деятеля. Это действие, свойственное всему или почти всему организму простейших, принадлежит всей пласмодической массе миксомицетов, а начиная с губок сосредоточивается в мезодерме. Фагоцитные клетки этого слоя приближаются, захваты-

вают и разрушают вредного деятеля в тех случаях, когда зараженный организм остается победителем. Фагоцитная реакция бывает сначала медленной, так как единственным средством фагоцитов приблизиться к вредному деятелю служат их амебовидные движения; с появлением же кровеносной и сосудистой систем реакция значительно ускоряется. С помощью кровяного потока организм в каждую данную минуту может посылать к зараженному месту значительное число фагоцитов. В тех случаях, когда кровообращение совершается в системе лакун, приток фагоцитов происходит без специальных приспособлений. Когда же эти клетки заключены в закрытых сосудах, то для достижения своей цели — защиты организма — им необходимо особое приспособление, именно диапедез.

Допустив, что воспаление высших животных есть спасительная реакция организма и что диапедез — часть этой реакции, мы увидим, что воспалительные явления становятся простыми и ясными. Уже давно были поражены наблюдением лопастей и полиморфной формой ядра гнойных клеток. Эта особенная форма свойственна многоядерным лейкоцитам, составляющим большую часть всех белых кровяных шариков (75 : 100).

Наблюдая, что большое количество клеток гноя погибает в экссудате, связали этот факт со странной формой ядра. Утверждали и продолжают утверждать еще до сих пор, что многоядерные лейкоциты суть клетки, предназначенные к смерти, не способные к значительной деятельности. Но именно лейкоциты и являются наиболее деятельными клетками организма. Форма же их ядра гораздо лучше объясняется специальным приспособлением к прохождению сквозь сосудистые стенки. При наблюдении за диапедезом бросается в глаза трудность, с какой сопряжен проход ядра. Если последнее находится уже вне сосуда, то протоплазма переходит стенки почти мгновенно. Понятно, что лопастное ядро должно гораздо легче проходить стенку, чем большое цельное ядро. Вследствие этого в гное находится гораздо больше многоядерных лейкоцитов, чем

одноядерных; потому же многоядерная форма ядра совершенно отсутствует у беспозвоночных (исключая некоторых головоногих) и находится только у лейкоцитов, приспособленных к диапедезу.

Факты, доказавшие невозможность принять теорию Конгейма, легко могут быть объяснены с точки зрения защищаемой здесь нами теории. Если раздражающий деятель находится вне сосудов, он вызывает типическое воспаление, сопровождаемое диапедезом. Если тот же самый деятель находится внутри сосудов, диапедеза вовсе не происходит, но лейкоциты борются против микроба в самой крови. Возьмем пример возвратного тифа, где спириллы, очевидно, действуют на стенку сосудов, не вызывая диапедеза. Но лейкоциты увеличиваются в числе, и происходит лейкоцитоз, ведущий к борьбе, конец которой характеризуется захватыванием спирилл лейкоцитами. Мы имеем здесь случай воспаления, не сопровождаемый диапедезом; борьба фагоцитов со спириллами совершается в самой крови. Несмотря на отсутствие воспалительного диапедеза, возвратный тиф сопровождается сильным жаром и другими явлениями, указывающими, что мы имеем дело с воспалительной болезнью. Это будет, таким образом, пример воспаления самой крови, род «hèmitis», как думал прежде Пиорри.

Это есть общее явление для всех случаев борьбы у тех животных, кровеносная система и общая полость тела которых соединены вместе. Так, в болезни дафний (производимой Monospora) часто происходит значительное скопление лейкоцитов вокруг спор, и это скопление бывает именно в кровеносной полости.

Возьмем еще пример туберкулеза. При впрыскивании под кожу туберкулезные бациллы производят воспаление, сопровождающееся значительным диапедезом. При впрыскивании тех же бацилл прямо к кровь диапедеза не происходит, но фагоциты соединяются вокруг бацилл внутри сосудов и образуют внутрисосудистые туберкулы. Нельзя было бы сказать, что в первом случае (внесосудистое впрыскивание) воспаление про-

исходит, а во втором (внутрисосудистое впрыскивание) оно отсутствует. Тем более нельзя этого сказать, что в обоих случаях происходят одинаковые туберкулы. Вот еще пример воспаления самой крови.

Все эти случаи внутрисосудистого воспаления без диапедеза, так же как и воспалительные явления у молодых личинок аксолотов и тритонов (где мигрирующие клетки соединяются вокруг поврежденного места), наконец, целый ряд реакционных проявлений у стольких беспозвоночных ясно доказывают нам, что *существенный и первичный элемент типичного воспаления состоит в реакции фагоцитов против вредных деятелей*. Если этот последний находится в общей полости, наполненной кровью, фагоциты соединяются в общей полости; если этот фактор входит внутрь сосудов, как в возвратном тифе или при внутрисосудистом туберкулезе, то соединение фагоцитов происходит в самой крови; если, наоборот, вредный фактор находится вне кровеносной полости или вне сосудов, то происходит миграция фагоцитов к угрожаемому месту, и при этом миграция без диапедеза (беспозвоночные, молодые личинки хвостатых амфибий) или с диапедезом (позвоночные).

Для появления фагоцитной реакции надо прежде всего, чтобы клетки были возбуждены положительным образом. Отрицательная чувствительность также может служить средством защиты для подвижного организма, как, например, пласмодию миксомицетов, который удаляется от вредного фактора. В случаях проникания этого последнего внутрь организма отрицательная химиотаксия фагоцитов оставляет паразиту поле сражения, что ведет за собой смерть зараженного организма, как это часто и случается. Вот почему в ряду этих существ мы видели прогрессивную эволюцию положительной чувствительности лейкоцитов. У дафний поражает множество болезней, в которых фагоцитоз вполне или почти вполне отсутствует. У амфибий положительная химиотаксия уже очень ясно выражена, но у кролика, как доказал Габричевский, она гораздо сильнее. У грызунов и вообще у мелких лабораторных животных

наблюдается много смертельных болезней, как, например, куриная холера, вибрионная септицемия птиц, при которых фагоцитоз часто вполне отсутствует. У человека и высших млекопитающих подобные болезни несравненно менее часты.

Но рядом с подвижными фагоцитами, направляемыми своей чувствительностью, есть еще неподвижные, развитые особенно у позвоночных и представителями которых являются эндотелиальные клетки сосудов. Так как эти клетки сократимы и обладают фагоцитными свойствами, то естественно предположить, что они также и чувствительны. Замечательное явление взаимного притяжения протоплазмических придатков капилляров при их развитии и образовании вследствие этого сосудистой петли может быть легко объяснимо химиотаксией эндотелиальных элементов. То же самое объяснение может служить для тех случаев, где (как во многих новообразованиях, в глазном pannus'е и т. д.) сосуды легко проникают и обильно развиваются в зараженной ткани. Это разрастание сосудов может происходить вследствие химиотаксии или другой какой-нибудь положительной чувствительности, тогда как их отсутствие в гранулемах, как туберкулез, лепра, актиномикоз, могло бы быть объяснено отрицательной чувствительностью. Содействие эндотелиальных клеток в воспалительном процессе, поскольку оно происходит вследствие их сократительности, также объясняется чувствительностью этих элементов.

Наконец, является еще иная чувствительность, именно чувствительность нервных элементов, которые присоединяются к фагоцитному и сосудистому аппаратам, чтобы облегчить реакцию против вредных деятелей.

Итак, воспаление в своем целом должно быть рассматриваемо как фагоцитная реакция организма против раздражающих деятелей; эта реакция выполняется то одними подвижными фагоцитами, то с содействием сосудистых фагоцитов или нервной системы.

Теория, изложенная в этих нескольких строках, может быть названа биологической или сравнительно-патологиче-

ской теорией воспаления, так как она основана на изучении явлений жизни клеток, наблюдаемой с точки зрения сравнительной патологии.

Прежде всего необходимо подчеркнуть тот факт, что существенные явления воспаления представляют действительно борьбу фагоцитов против раздражающего деятеля. Мы видели, что лейкоциты могут превращаться в неподвижные клетки, и можно думать, что их значительные скопления совершаются именно с этой целью. Предположение это должно быть, однако, оставлено вследствие того факта, что у высших позвоночных многоядерные лейкоциты, играя роль при воспалении, вовсе не содействуют образованию грануляций. В развитии этих последних принимают деятельное участие, рядом с эндотелиальными и соединительнотканными клетками, только одноядерные лейкоциты. Эти лейкоциты образуются прямо насчет многочисленных лимфоцитов, приходящих к местам регенерации.

Но, может быть, лейкоциты, соединенные в воспалительных очагах, служат только к поглощению мертвых клеток и мертвых микробов? Их часто называли простыми «подметателями» организма. Мы уже видели, что это предположение совсем не подтверждается и что лейкоциты захватывают живых паразитов, к которым направляются с самого начала инфекции. Эти доказательства, хотя и прямые, могут показаться недостаточными, но их можно подтвердить еще более.

Если сущность лейкоцитной реакции при воспалении сводится к поглощению твердых частей, то вообще случаи обильных и быстрых поглощений должны были бы иметь очень ясно выраженный характер воспаления. Но этого нет. Метаморфоз лягушек сопровождается поглощением личиночных органов — хвоста и жабр, — что происходит очень быстро, в несколько дней, с помощью фагоцитов, захватывающих все ткани в свою протоплазму. А между тем в данном случае совсем не происходит воспаление, и для поглощения этих элементов достаточно бывает фагоцитов самых тканей. Поглощение, очевидно,

гораздо легче, чем борьба с паразитами, и требует гораздо менее значительной фагоцитной деятельности.

У млекопитающих настоящими «подметателями», т. е. резорбирующими фагоцитами, являются макрофаги в общем и одноядерные лейкоциты в частности. Эти клетки играют важную роль, особенно в хронических воспалениях, как, например, туберкулез. При острых же инфекциях, наоборот, микрофаги, или нейтрофильные многоядерные лейкоциты, принимают участие в борьбе. При роже, например, одни только многоядерные лейкоциты, а не макрофаги, захватывают стрептококков. Все же резорбирование выполняется, наоборот, макрофагами, и особенно часто они захватывают микрофагов, многие из которых погибают в борьбе и должны быть сами резорбированы. Если бы воспалительная миграция имела исключительной функцией резорбирование, то образование гноя ее при окончании было бы бессмысленным, так как гной есть масса лейкоцитов, из которых большое количество умирает и в свою очередь должно быть резорбировано. Вполне естественно, напротив, предположить, что миграция есть реакция организма в борьбе, во время которой множество главных борцов, микрофагов, погибает на поле битвы. Резорбирование наступает всегда за этим и выполняется другим родом фагоцитов.

При первом моем изложении биологической теории воспаления, восемь лет тому назад,* я высказал мысль, что эта реакция выполняется с помощью живой связи «между соединительнотканными клетками, элементами эндотелия и лейкоцитами, которые все вместе образуют как бы живую цепь, выполняющую главную роль в воспалении у позвоночных». Соединительнотканные клетки, затронутые прежде всего, передают действие сосудистой стенке, клетки которой сокращаются и облегчают прохождение белым кровяным шарикам. В то время имели право предполагать только осязательную чувствительность различных клеточных элементов, хотя некоторые факты,

* Biologisches Centralblatt, 1883, стр. 564.

как миграция на большие расстояния половых клеток гидрополипов,* давали уже возможность предсказывать существование химиотаксии. Впоследствии химиотаксия была доказана самым положительным образом.

Эту биологическую теорию часто находили слишком виталистической. Как пример наиболее искренно высказанного мнения, я приведу слова Френкеля:** «Теория фагоцитов,— говорит он,— предполагает удивительные свойства протоплазмы лейкоцитов; ей приписывают почти настоящие чувства, мысли и действия, род психической деятельности». Чувствительность фагоцитов вовсе не есть гипотеза, которую можно произвольно принять или отбросить; это есть прочно установленный факт, который нельзя игнорировать, как это делает Френкель. Что же касается упрека, сделанного мне Френкелем в том, что я приписываю лейкоцитам способность мыслить и хотеть, то ясно, что об этом нет и речи. Если чувствительность лейкоцитов, так же как и различных одноклеточных растительных и животных организмов, представляет первый шаг в длинном ряду явлений, приводящих к психической деятельности, то это совсем не удивительно. Психические явления не имеют чего-нибудь строго специфического и развиваются из усложнений очень простых актов, представляемых нам низшими организмами и клетками различных животных. Ученые, изучавшие ближайшим образом эти вопросы, как Спенсер, Ромэнс и др., хорошо это знают. Витализм и одухотворение, несправедливо приписываемые теории фагоцитов, должны быть поставлены в упрек скорее моим противникам, утверждающим, что психические акты самих животных представляют нечто совсем отличное от простейших явлений, свойственных низшим организмам.

Совершенно ошибочно также приписывают телеологический характер фагоцитной теории, рассматривающей воспаление

* См. W e i s s m a n n. Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen, Jena, 1883.

** Grundriss der Bacterienkunde, Berlin, 1890, изд. 3-е, стр. 203.

как реакцию организма против раздражающих деятелей. Вся эта теория основана на законе эволюции, по которой свойства, полезные организму, сохраняются естественным подбором, тогда как вредные постепенно уничтожаются. Из низших животных выживают те, у которых подвижные клетки, выходя на борьбу с врагом, захватывают его и разрушают; другие же, фагоциты которых не функционировали, должны необходимо погибнуть. Вследствие подобного естественного подбора полезные свойства и в числе их те, которые служат для воспалительной реакции, устанавливались и передавались без заранее предустановленной какой-нибудь цели, как это должно бы было делаться с телеологической точки зрения.

Много раз делали также следующее возражение:* если фагоцитная реакция развилась для защиты организма против угрожаемой опасности, то как объяснить, что именно в тех случаях, когда организм находится в особенной опасности, фагоциты отказываются выполнять свою роль? Это возражение есть также следствие неполного знакомства с принципами теории. Именно потому, что защита фагоцитов развивается по закону естественного подбора, а не вследствие предначертанной заранее цели, вполне понятно, что бывают случаи, где фагоциты не исполняют своей роли, что угрожает организму большой опасностью и смертью. В природе встречаются различные признаки, то полезные, то вредные организму. Первые способствуют выживанию, вторые — смерти. Возьмем, например, два организма: один, фагоциты которого легко отталкиваются микробами, и другой, у которого, наоборот, фагоциты обнаруживают положительную чувствительность, обусловливающую значительный фагоцитоз. Первый скоро станет добычей паразитов, будет уничтожен естественным подбором, тогда как второй будет сопротивляться инфекции, выживет и произведет потомство, одаренное теми же фагоцитными свойствами. Оче-

* См. Баумгартен, Berliner klin. Wochenschr., 1884, и Бердон-Сандерсон, British med. Journ., 1891, стр. 1085.

видно, что при таких условиях деятельность фагоцитов, поддерживаемая подбором, усилится.

Но целительная сила природы, главный элемент которой составляют воспалительные реакции, вовсе не есть еще приспособление, достигшее совершенства. Частые болезни и случаи преждевременной смерти достаточно это доказывают. Фагоцитный аппарат еще не достиг последней степени своего развития и находится на пути совершенствования. Очень часто фагоциты удаляются от неприятеля или разрушают элементы организма, часть которого они сами составляют (как при склерозах). Это несовершенство сделало необходимым деятельное вмешательство человека, не удовлетворенного функцией своей естественной целебной силы.

Защита организма против вредных деятелей, сконцентрированных в фагоцитном аппарате и соматической нервной системе, распространилась и на нервный аппарат психической деятельности. К нервным клеткам, управляющим сокращением и расширением сосудов, присоединяются клетки, производящие мысль и волевые акты. Результатом функций этих психических клеток явилась целая наука, имеющая целью защиту организма против вредных факторов.

Чтобы усилить целебное воспаление, наука изобрела разные методы (как во многих случаях искусственных повреждений), облегчающие воспалительную реакцию. Применение деятелей, возбуждающих воспаление, как жеквирити, бленорройного яда, туберкулина и кантаридина, представляет сознательное продолжение мер защиты, выработанных бессознательно целым рядом существ в их борьбе за существование.

Но как бессознательный реакционный аппарат — целебные силы природы с их фагоцитами — далеко не совершенен, так и сознательный реакционный аппарат — медицина — вовсе не представляет совершенства. Чтобы достигнуть своей конечной цели, она должна почерпнуть знания во всех сложных научных отраслях и, между прочим, в биологии, изучающей организмы и их эволюцию.

Применение сравнительно-патологической точки зрения полезно не только при изучении воспаления; другие задачи медицины тоже могут получить свою выгоду от этого сравнительного метода.

При изучении лихорадки надо было бы начать с исследования производства тепла низшими организмами и стараться подметить первые шаги этого производства у позвоночных, например у рептилий, чтобы уловить первоначальные проявления лихорадочной реакции. Так как многие из этих явлений развились в предшествовавшие геологические эпохи, то следовало бы еще составить понятие об условиях, в которых жили первые теплокровные животные.

В третьем важном патологическом вопросе — об опухолях— сравнительная патология может оказать неоспоримые услуги. Так как многие низшие организмы, растительные и животные, подвержены образованию опухолей, то гораздо легче на них констатировать роль паразитов в этиологии этих болезненных образований и отбросить теорию их происхождения из остатков зародышевых пластов.

Вопрос об атрофиях, тесно примыкающий к вопросу о хронических воспалениях, тоже должен рассматриваться с точки зрения сравнительной патологии. Атрофии представляют собой еще одну главу в патологии, в которой фагоцитарные явления играют вполне первенствующую роль.

Но если, с одной стороны, медицина может многое почерпнуть от биологии, часть которой она сама составляет, то и она может быть не бесполезна для последней. Общая биология, в свою очередь, может получить большую выгоду, присоединяя к предметам своего исследования болезненные явления, изучаемые патологией. Очень часто биология испытывает затруднения при изучении процессов эволюции, так как эти явления представляются ей уже в оконченной форме. Так, для ближайшего анализа актов естественного подбора явления, встречающиеся в природе слишком уравновешенными, вовсе не доставляют благоприятного материала. Чтобы выставить

на вид действие этого общего закона, надо изучать менее стойкие явления, менее совершенные аппараты, одним словом, явления, в которых естественный подбор можно наблюдать каждый день. Таковы именно болезненные явления с вызываемыми ими реакциями, борьба между организмом и его врагами; такие явления представляют лучший случай для изучения хода естественного подбора. В этой борьбе постоянно имеются выживающие, избранные подбором, и умирающие, исключенные тем же фактором. С одной стороны, избранными оказываются победители-организмы, а уничтоженными — паразиты; с другой стороны, исключаются побежденные организмы и избираются торжествующие паразиты.

Итак, я кончаю тем, чем начал. Общая патология должна быть соединена с зоологией или скорее с биологией, чтобы составить ее отрасль — *сравнительную патологию*. Развитие этой зарождающейся науки еще впереди, а между тем она уже теперь может оказать услуги медицине. Облегчая анализ реакционных явлений, она указывает элементы, которые должны быть особенно тщательно охраняемы в борьбе организма против своих врагов, и таким образом содействует решению одной из величайших задач человечества.



ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. 1. Воспаленный участок хвостового плавника личинки Bombinator igneus, 72 часа спустя после прижигания ляписом. *a* — фагоциты, заключающие пигмент и красные кровяные шарики; *b*, *c* — звездчатые клетки, заключающие обломки красных кровяных шариков: *d* — фагоцит внутри лимфатического сосуда.

Фиг. 2. Киста грегарины дождевого червя, окруженная толстой и неправильной кутикулой и фолликулярным образованием соединительной ткани.

Фиг. 3. Киста того же паразита, от которого остались только кутикулярные обрывки.

Фиг. 4. Rhabditis среди фагоцитной массы. *c* — толстая и неправильная кутикула паразита.

Фиг. 5. Другой Rhabditis, заключенный в массу фагоцитов дождевого червя. *c* — кутикула паразита, состоящая из нескольких концентрических слоев.

Таблица II

Фиг. 1. Киста грегарины у дождевого червя с содержимым, разделенным на клетки. Киста окружена соединительнотканной фолликулой.

Фиг. 2. Масса фагоцитов дождевого червя, окружающих разрушенную кисту грегарины.

Фиг. 3. Пример положительной химиотаксии. Пласмодий Didymium farinaceum, погрузивший свои отростки в настойку из листьев.

Фиг. 4. Пример *отрицательной химиотаксии*. Пласмодий (изображенный на фиг. 3), удаляющийся от раствора хинина (0.1 : 100).

Фиг. 5. Другой пласмодий Didymium, отталкиваемый солянокислым хинином (0.1 : 100).

Фиг. 6. Тот же самый пласмодий спустя 5 часов после замены хинина настойкой из листьев. Отрицательная химиотаксия, изображенная на фиг. 5, превратилась в положительную.

Фиг. 7. Лейкоцит саламандры. *a* — сфера притяжения (по Флеммингу).

Фиг. 8. Клазматоцит брыжейки тритона.

Таблица III

Фиг. 1. Киста грегарины, окруженная фагоцитами дождевого червя. Увеличение: окуляр 4 и система Д. Цейсса.

Фиг. 2. Человеческий эозинофильный лейкоцит (по Габричевскому).

Фиг. 3. Эрлиховская клетка белой крысы.

Фиг. 4. Гигантская клетка селезенки Meriones: *a* — бацилла Коха; *b* — оболочка бациллы.— Селезенка, обработанная флемминговой жидкостью, была окрашена по Граму и эозином. Увеличение: окуляр 3 и система $^1/_{18}$ Цейсса.

Фиг. 5. Гигантская клетка селезенки Meriones, заключающая известковое тело с бациллой, разделившейся надвое. То же увеличение. Окраска гематоксилином и фуксином Циля.

Фиг. 6. Другая гигантская клетка, внутри которой видна бацилла, окруженная концентрическими слоями. Обработка и окраска такая же, как на фиг. 5. Окуляр 2, система $^1/_{18}$.

Фиг. 7. Гигантская клетка с известковым телом, заключающим одни следы бациллы *b*. Фуксин, гематоксилин. [Окуляр] 2 + [система] $^1/_{18}$.

Фиг. 8. Другая гигантская клетка, в которой бацилла *b* превратилась в тело, окруженное бледнорозовым цветом.

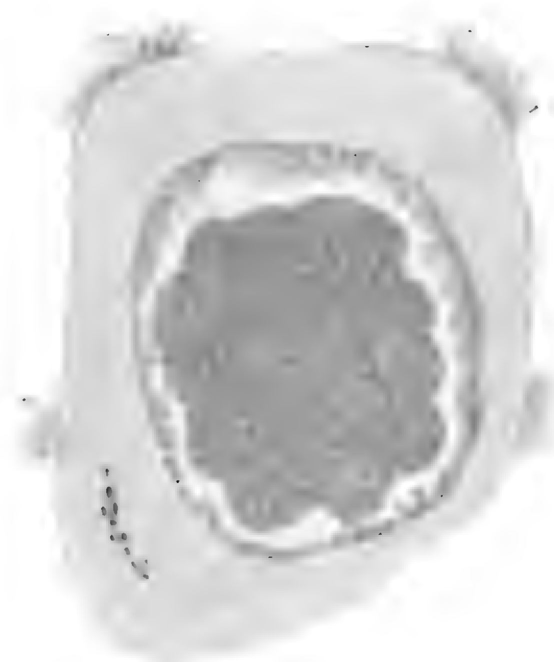
Фиг. 9. Гигантская клетка, заключающая окончательно образованное известковое тело.



c
a
b
1
d
c
4
3
2
c
5



2



1



3



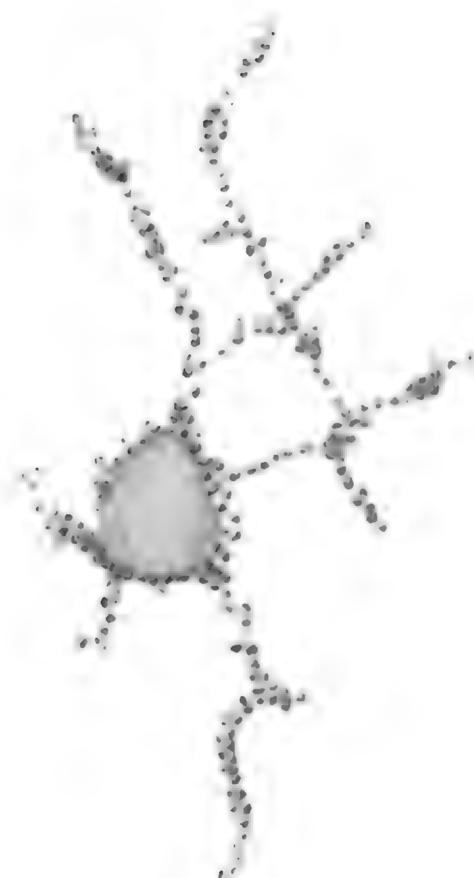
7



5



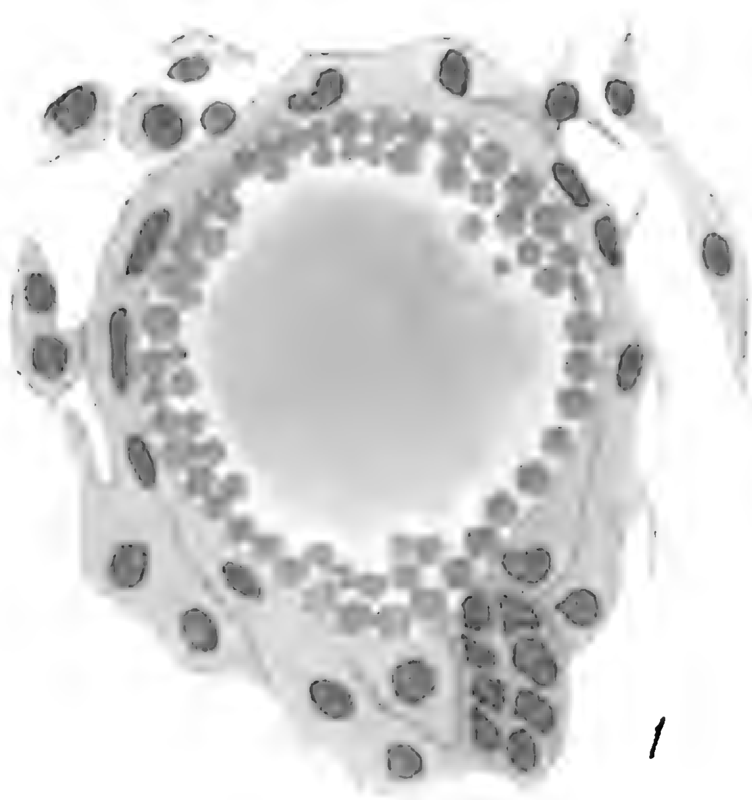
4



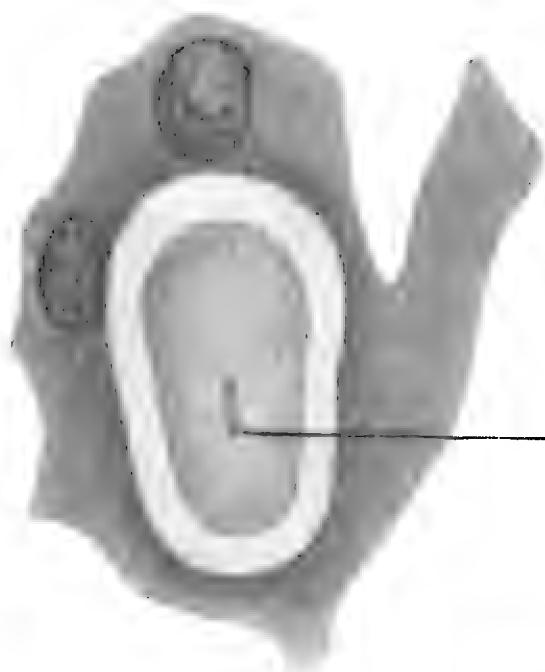
8

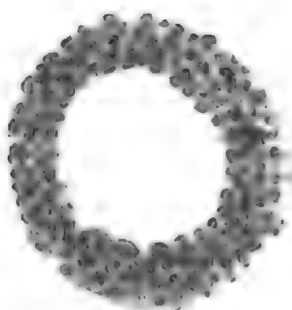


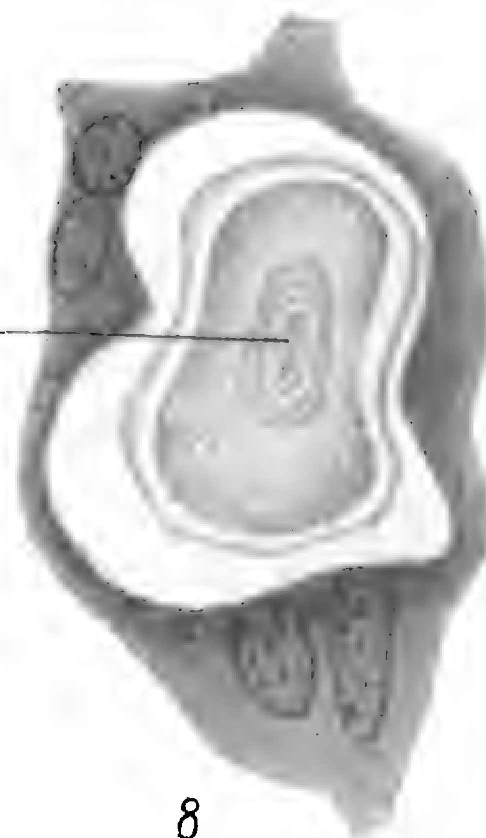
6

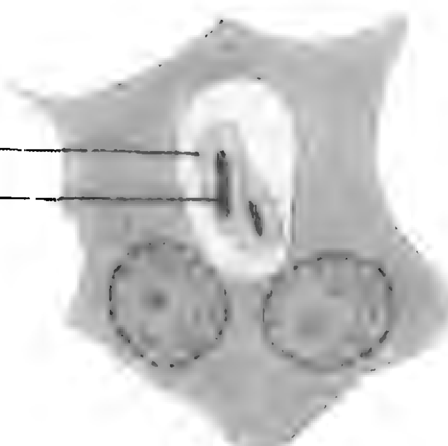

1


6

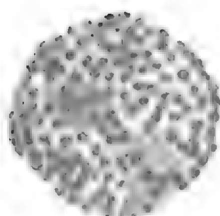

a
7


3


a
8


b
a
4


9


2


5

ПРИЛОЖЕНИЯ





НЕСКОЛЬКО СЛОВ О СОВРЕМЕННОЙ ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ*

Ил. Ил. Мечников

Darwin. Ueber die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung. — Aus dem englischen übersetzt und mit Anmerkungen versehen von Bronn. 1860.

Натуралисту, более чем кому бы то ни было, необходимо развивать свою фантазию для расширения средств его науки, которая через это обогащается и укрепляется.

Бёкль (Geschichte der Civilisation in England. II B. Стр. 493).

Несмотря на то, что перевод сочинения Дарвина о происхождении видов уже обещан русской публике, мы хотим, однакоже, сказать несколько слов об этой замечательной книге: не всякий захочет прочитать целый том сочинения и потому предпочтет ему эту коротенькую статью; кроме того, наша статья может выйти в свет гораздо раньше, чем обещанный перевод, и тем может скорее удовлетворить лиц, узнавших

---

* [Настоящая рецензия И. И. Мечникова впервые публикуется по рукописи, хранящейся в Архиве Академии Наук СССР в Ленинграде (Разр. II, оп. 1, № 258). К тексту рецензии было приложено нижеследующее письмо Мечникова, адресованное редакции журнала «Время»:

«Прилагая при сем свою статью о современной теории видов, я тем самым изъявляю полнейшее желание видеть ее напечатанною на страницах

сущность книги Дарвина из заметки г. Страхова* и интересующихся более подробным знакомством с новою теориею происхождения видов.

В этой небольшой заметке читатель, конечно, не найдет подробной критики теории видов, потому что для этого было бы необходимо перерыть множество материалов, входящих в область не одних естественных наук; кроме того, для этого я должен бы был перечитать целую кучу сочинений, написанных по поводу теории Дарвина, из которых мне до сих пор еще ни одно неизвестно.

Но перехожу к делу, которое необходимо начать с изложения самого содержания не всем еще известной книги.

Главная, основная формула теории происхождения видов, защищаемой Дарвином, состоит в том, что все виды животного и растительного царств произошли вследствие постоянного, медленного изменения одного или нескольких первоначальных видов и их потомков, вследствие изменений, совершавшихся в течение геологических периодов и совершающихся еще теперь — пред нашими глазами. Это предположение не ново: оно было с большим жаром защищаемо Оккеном и Ламарком; его же с большою осторожностью подтверждал и Этьенн Жоффруа Сент-Илер. Но против этой теории восстал

журнала «Время», если она будет признана достойною этого. Кроме того, покорнейше прошу редакцию уведомить меня о судьбе моей статьи.

Ил. Мечников.

Адрес мой: в г. Харькове, Илье Ильичу Мечникову, на Благовещенской улице, в доме Гвоздикова (на верху).

Харьков $18\frac{II}{3}63$».

Причины неопубликования статьи неизвестны. Однако можно предполагать, что если эта рецензия вообще была послана, она не успела быть напечатанной, ввиду прекращения в 1863 г., по распоряжению цензуры, издания журнала. Правда, он вновь начал выходить в следующем же году, но под названием «Эпоха». Возможно, что редакция вообще не сочла возможным напечатать столь критическую статью неизвестного автора.— *Ред.*].

* «Время», 1862 г., № XI.

тогда же Кювье и, за ним, почти все другие палеонтологи.*

Итак, не Дарвин придумал защищаемую им гипотезу происхождения видов; он только сделал попытку опровергнуть те возражения, которые были сделаны ей различными учеными, и отыскать законы, по которым совершаются переходы видов из одного в другой, из менее сложного в более совершенный.

К изложению этих-то законов мы теперь и приступаем, следя шаг за шагом за Дарвином и оставляя покамест свои замечания в стороне.

Прежде всего, Дарвин указывает на видимые изменения организации и в подтверждение этого приводит примеры, взятые им из одомашненных животных, где эти изменения обнаруживаются всего яснее; так, он довольно подробно рассматривает породы домашних голубей, представляющих очень значительные различия как во внешнем виде, так и во внутреннем их строении. «Можно привести множество различных сортов голубей, — говорит Дарвин, — которых всякий орнитолог, не задумаясь, принял бы за совершенно различные виды, если б только считал этих птиц дикими. Я думаю, что всякий орнитолог поставит английского вестового голубя, коротколобого голубя, зобастого и сизого голубей в различные роды, а каждую из наследственных вторичных пород названных голубей он примет за различные виды» (28). Кроме этих примеров, автор «Происхождения видов» приводит еще другие, гораздо менее резкие образцы изменений организмов, находящихся в диком состоянии; здесь он описывает некоторые вариететы, т. е. такие организмы, которые отличаются от других, сходных с ними, только небольшими отличиями, не позволяющими составлять из этих существ особые виды. Но так как не все ученые придают одинаковое значение этим изменениям, то существует очень много организмов, одними

* Всякий, конечно, знает, что палеонтология есть наука об остатках организмов, погребенных в земной коре.

принимаемых за различные виды, а другими — только за вариететы. Об этом также говорит Дарвин, считая сомнительные виды доводом в пользу теории изменяемости видов.

Так как бо́льшая часть примеров изменяемости взята из области организмов, измененных содействием рук человеческих, то я считаю нужным привести слова Дарвина против обыкновенного возражения на его теорию; это возражение опирается на то, что только человек производит резкие изменения в организме, которые сами по себе в природе никак не могут произойти. «Но человек, — оправдывается Дарвин, — не производит в сущности никаких изменений: он только случайно ставит органические существа под влияние новых условий, а затем уже природа действует на их организацию и производит изменения. Человек может извлекать пользу из изменений, доставляемых ему природою, что он, в самом деле, и делает» (470).

После этих предварительных замечаний автор приступает к изложению самой своей теории и начинает это с исследования борьбы организмов за существование.

«Борьба за существование, — говорит Дарвин, — следует неизбежно из стремления всех организмов к усиленному размножению» (68). Действительно, распространяя мальтусов закон на все животное и растительное царства, Дарвин считает невозможным совместное существование такого множества организмов на земле и потому принимает необходимость борьбы за существование. Борьба эта, распространенная всюду, выражающая собою самую жизнь, совершается, по мнению Дарвина, с наибольшею силою именно у животных, принадлежащих к одному и тому же виду, «живущих в одной и той же местности, употребляющих одинаковую пищу и подверженных одним и тем же опасностям» (81). С такою же силою совершается борьба и между вариететами одного и того же вида.

Результат этой борьбы за существование будет, разумеется, благоприятен для стороны, имеющей «хотя незначительное преимущество перед противной», так же точно, как он будет

гибелен для существ, получивших хотя сколько-нибудь невыгодные изменения (86). Вот это-то сохранение существ, имеющих преимущества пред другими и гибель этих последних и составляют, по мнению Дарвина, проявление особенной *силы* (199, 215), названной им «*естественным избранием*». Эта сила, обусловливающая собою борьбу за существование, а, чрез это, и самое изменение и усовершенствование видов, составляет фундамент всей теории Дарвина: из него вытекают основные законы этих изменений, и на нем основывает автор оправдание своего учения против настоящих и будущих возражений... Для того чтобы лучше уяснить самое действие естественного избрания, мы позволяем себе представить один из примеров, приведенных для этого Дарвином.

Представим, например, что волк добывает себе добычу отчасти помощию хитрости, отчасти силою и отчасти скоростью бега; положим также, что в какой-нибудь стране размножилось очень много оленей — самой быстрой добычи волка, тогда как другие преследуемые им животные в то же время значительно уменьшились в числе. Очевидно, что при таких обстоятельствах вся деятельность волков будет обращена на усовершенствование бега. Если это им удастся и они в состоянии будут преодолеть встретившееся им препятствие, то усовершенствованное качество сделается наследственным и, таким образом, образуется новая порода волков, отличающихся особенным развитием органов, необходимым для быстрого бега.

Этот пример показывает также очень наглядно, как образуются новые вариететы вследствие изменения внешних условий данной местности. Но так как эти условия изменяются беспрерывно, то ясно, что и появление новых вариететов совершается постоянно; чрез скрещивание различных вариететов между собою образуются опять новые и т. д., до тех пор, пока из потомков их произойдут новые виды, неспособные скрещиваться, но дающие от себя множество различных разновидностей (вариететов); потомство этих последних, получивши более резкие отличительные признаки, приобретает значение

видов, весьма отличных от видов, от которых они произошли, и еще более отличных от первоначального вида, служащего им праотцем.

Приведенная теория имеет значительное преимущество перед прочими гипотезами превращения видов в том отношении, что она не считает необходимым скрещивание различных видов, что составляло камень преткновения для прежних теоретиков, которые в скрещивании видов видели главную причину их изменения; в подтверждение этого они приводили некоторые примеры скрещивания волка с собакою и др. Но так как эти составляют только исключение из общего правила, состоящего в том, что скрещивание видов не дает плода, то это и представляло главнейшую несообразность прежней теории изменяемости видов. Дарвин же полагает только скрещивание вариететов; он считает это не только возможным, но́ даже необходимым явлением для поддержания плодовитости породы. «Я думаю, — говорит он, — что существует всеобщий закон природы, по которому ни одно органическое существо не может быть оплодотворяемо само собою на бесконечное число поколений и по которому, напротив, скрещивание его от времени до времени с другим неделимым составляет полную необходимость» (102). В подтверждение этого мнения Дарвин сообщает несколько фактов, которых, впрочем, я не считаю нужным здесь приводить.

Так как естественное избрание сохраняет неделимых, одаренных какими-нибудь преимуществами против других, с которыми первые находились в борьбе за существование, и так как эта борьба служит во вред менее совершенным организмам, то ясно, что последние будут вымирать, по мере того как первые будут более или менее занимать их место на земле. Этот принцип *вымирания* играет в теории Дарвина очень важную роль: в силу его мы не замечаем множества постепенных переходов из одного вида в другой, что составляло одно из очень важных возражений против теории изменяемости видов. Действительно, по теории Дарвина, полагающей, что борьба за

существование совершается с наибольшим ожесточением между самими сходными организмами, следует, что и круг действия естественного избрания и вымирания наиболее распространен в этой среде. Поэтому, если часть организмов данного вида, которых мы назовем *a*, получит в борьбе за существование перевес над другими неделимыми того же вида, которых мы назовем *b*, то ясно, что прежде всего погибнут все неделимые, принадлежащие к группе *b*.

Это вымирание слабейших, менее совершенных, и развитие на их счет высших организмов совершается с такою постепенностью, что нет ничего легче, как не заметить такой смены.

Все сообщенное нами составляет только главнейшие положения теории Дарвина, которые мы, прежде чем перейти к дальнейшему изложению, позволяем себе суммировать в самых кратких тезисах.

Мальтусов закон распространяется на все органические существа: это вызывает борьбу за существование, которой управляет сила естественного избрания. Эта сила есть непосредственная причина всех изменений организации, совершающихся всегда прогрессивно: самое изменение уже содержит в себе и усовершенствование. Борьба в природе, служащая источником изменения видов, совершается с наибольшею силою между самыми сходными организмами. «Я принимаю, — говорит Дарвин в заключении к своей статье, — что, вероятно, все органические существа, которые когда бы то ни было жили на земле, произошли от одной первоначальной формы, получившей жизнь свою от Творца» (488).

Изложивши содержание самой теории Дарвина, мы переходим теперь к довольно важному вопросу — к вопросу о законах, управляющих изменениями видов.

Дарвин прежде всего пытается решить вопрос о влиянии внешних условий, которое он разделяет на *посредственное* и *непосредственное*; непосредственному влиянию, куда относится влияние изменений климата, почвы, океана и пр., он придает очень мало значения. «Можно привести, — говорит

Дарвин, — несколько примеров появления одного и того же вариетета под влиянием совершенно различных жизненных условий, а с другой стороны, — появление различных вариететов одного вида при одинаковых условиях. Эти факты показывают очень значительную посредственность влияния жизненных условий» (144). «Я принимаю, — говорит он дальше, — *очень небольшую степень* непосредственного влияния внешних условий» (145). Другой вид влияния внешних условий на изменяемость видов совершается чрез посредство органов размножения, наиболее восприимчивых к всяким впечатлениям. Этому посредственному влиянию внешних условий Дарвин придает гораздо большее значение. Не меньшее значение приписывает автор употреблению и неупотреблению известных частей организма. В подтверждение этого он приводит несколько фактов, довольно, впрочем, бесполезных, так как всякому известно, что употребление известного органа развивает его, а неупотребление, наоборот, делает его еще более слабым: это основной принцип гимнастики. Большое значение придается также взаимному отношению организмов: эти отношения едва ли не более всего споспешествуют изменениям видов. Кроме этих положений о законах изменяемости, Дарвин приводит еще другие, также довольно значительные; но о них я много распространяться не буду. «Такие существа, — говорит он, — которые стоят на низкой степени совершенства, более способны изменяться, чем существа более высшие» (160). «Видовые признаки более склонны к изменениям, чем родовые» (165) и пр.

Кончивши изложение законов изменяемости видов, Дарвин посвящает почти всю остальную часть своей книги на преодоление некоторых препятствий к принятию защищаемой им теории; он разбирает возражения, сделанные еще его предшественникам и отчасти уже сообщенные нами выше; он опровергает также некоторые возражения, которые могут быть сделаны ему на основании поверхностного изучения его теории. С особенною ревностью старается он опровергнуть еще старинное возражение на гипотезу превращения видов; это возражение опи-

рается на несуществование в слоях земных ископаемых остатков переходных форм между различными видами. Главным доводом против этого возражения Дарвин считает несовершенство палеонтологических данных. «Только очень небольшая часть земной поверхности, — говорит он, — исследована в геологическом отношении, и нет ни одной ее части, исследованной с надлежащей полнотою, что и доказывают ежегодно совершающиеся важные открытия в Европе» (295). Но об этом возражении, так же как и обо всем остальном у Дарвина, касающемся геологии, я говорить не буду, так как все это уже достаточно разобрано проф. Леваковским,* который приходит к следующему выводу: «В окончательном результате, — говорит он, — мы приходим к заключению, что наука не представляет еще достаточного количества фактов для подтверждения или опровержения теории Дарвина, который сам почти на всяком шагу обращается к отрицательному доказательству недостаточности исследований». Об опровержении других возражений, сделанном Дарвином, я не буду распространяться, так как это в данном случае не имеет большого значения...

Сообщивши все существенное из книги *о происхождении видов*, я считаю небесполезным изложить свой взгляд на теорию Дарвина; при этом я буду придерживаться того порядка, по которому я излагал содержание самого сочинения, т е. я буду следовать шаг за шагом за самим автором. Сначала, впрочем, я сделаю общее замечание о составе сочинения, прежде всего резко бросающееся в глаза. Я хочу сказать о бездоказательстве очень многих, весьма важных положений Дарвина, для пояснения которых он приводит иногда некоторые примеры; фактов у него почти нет или же он их сообщает в таких случаях, когда вовсе не требуется никаких доказательств. Эта бедность в фактах, составляющая главный недостаток изложения, служит источником и других ошибок. Кроме того, этот же недостаток не позволяет самому автору быть твердо

* См. его «Курс геологии», стр. 86—89 и 287—302.

убежденным в истине своей теории; это заставляет его во многих случаях говорить ужасные несообразности, противоречить самому себе. Правда, что Дарвин иногда оговаривается, обещая сообщить подтверждающие факты в будущем своем сочинении, которое он намерен издать. Но зачем же, спросим мы, тратил он много места на изложение вещей, не идущих непосредственно к занимающему его делу, как, например, на главы об изменяемости инстинкта и об образовании помесей, и не сообщил главнейших, наиболее убедительных доводов?.. Но чтобы, обвиняя Дарвина в голословности, самому не впасть в тот же недостаток, я приведу несколько примеров, объясняющих мои обвинения.

Первое, на что должен был обратить автор очень большое внимание, составляют примеры изменяемости видов, приведенные в первой и во второй главах его сочинения. В пример самых резких изменений Дарвин, как я уже имел случай сказать выше, приводит изменения различных голубиных пород. Эти изменения, как он сам говорит, до такой степени значительны, что они приобретают даже значение родовых признаков. Несмотря на то, однакоже, он находит между всеми этими голубями такое сходство, что с полным убеждением доказывает происхождение их всех от одного вида — Columba livia (33). Так же точно он доказывает, что «наша домашняя собака произошла от нескольких диких видов» (24) и пр. Мне кажется, что самая эта возможность судить о таком происхождении домашних животных далеко не говорит в пользу *неограниченной изменяемости* видов; эти примеры только подтверждают мнение тех ученых, которые ставят изменяемость организации в известные пределы и считают происхождение одного вида от другого — невозможным.

В пример противоречия автора с самим собою я укажу на следующие два места его сочинения. В одном месте, приведенном мною выше, Дарвин полагает, что низшие существа более способны к изменениям, чем более совершенные; в другом же месте он высказывает положение, диаметрально проти-

воположное только что приведенному; он говорит: «Такие организмы, которые стоят на высшей степени организации, изменяются значительнее, чем менее совершенные» (31J). Таких примеров можно привести несколько, но я не считаю нужным указывать на каждый из них; теперь же, чтобы быть вполне последовательным, я приведу одно место из книги Дарвина, очень резко обнаруживающее некоторые его несообразности. Желая объяснить законность существования в настоящее время низших организмов, автор говорит следующее: «Естественное избрание способствует только таким изменениям, которые полезны для каждого существа в его запутанных жизненных отношениях. Спрашивается же, *какую пользу может извлечь какая-нибудь инфузория, внутренностный червь или даже дождевой червь* из усовершенствования своей организации? Если это им не доставит никакой пользы, то они очень мало или даже совершенно не усовершенствуются естественным избранием и потому на вечные времена останутся на низшей степени организации?» (135). Доказывать нелепость этого мнения чересчур странно; достаточно только привести следующие слова самого же Дарвина: «В первое время существования организмов *все они* имели простейшее строение» (137). А по теории этого ученого, эти-то первоначальные низшие организмы чрез постепенные усовершенствования и дали начало всем органическим существам на земле...

Но достаточно приведенных примеров в подтверждение высказанного мною возражения; поэтому мы переходим теперь к рассмотрению различных пунктов теории Дарвина и, разумеется, начнем с самого главного, с борьбы за существование.

Дарвин считает стимулом всех изменений организации борьбу за существование, вытекающую из распространения мальтусова закона на всю органическую природу: это основание всей его теории. Но справедливо ли оно? Для решения этого очень важного вопроса мы обращаемся к исследованию отношения мальтусова закона к источнику борьбы за существование, принимаемому Дарвином.

Мальтусов закон состоит в том, что человеческое население удваивается чрез каждые 25 лет и возрастает по геометрической прогрессии, тогда как средства продовольствия увеличиваются только по арифметической прогрессии. Эти два положения выражаются следующей формулою:

возрастание человеческого рода 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 . . . .
возрастание земледельческого продукта 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 . . . .

Учение Дарвина выражается им в следующих словах: «Борьба за существование неизбежно следует из стремления всех организмов к усиленному размножению. Каждое существо, дающее в течение своей жизни много яиц или семян, должно подвергнуться гибели в какой-нибудь период своей жизни; *иначе его число так быстро бы размножилось по геометрической прогрессии*, что ни одна страна не была бы в состоянии его прокормить. Поэтому, если рождается более неделимых, чем сколько должно, то непременно начинается борьба за существование между неделимыми одного вида, или между организмами различных видов, или между организмами и внешними жизненными условиями. Это — учение Мальтуса, обобщенное в усиленной степени [и распространенное] на все животное и растительное царства; потому что в этом случае не происходит никакого искусственного увеличения продовольствия и воздержанности в браке» (68, 69). После этого Дарвин приводит некоторые примеры быстрого размножения и выводит следующее заключение: «Мы можем с достоверностью утверждать, что все растения и животные размножаются в геометрическом отношении, что они находятся в состоянии быстро наполнить всякую страну, назначенную для их местопребывания, и что *стремление к геометрическому размножению* в какое-нибудь время их жизни должно быть ограничено» (70, 71).

Не решаясь доказывать верность или неверность мальтусова закона, мы займемся только сравнением с только что изложенным учением Дарвина.

Первое различие между обоими учениями заключается в том, что Мальтус на основании данных, заимствованных им из статистики Северо-Американских Штатов, утверждает, что человеческий род размножается по геометрической прогрессии; тогда как Дарвин (см. выше) находит только *стремление* к такому размножению и для воспрепятствования ему полагает необходимость борьбы за существование.

Другое, более значительное отличие теории Дарвина от мальтусова закона находится в положении о возрастании продовольствия. Мальтус полагает, что возрастание земледельческого продукта, который, разумеется, состоит из организмов, возрастает по арифметической прогрессии; Дарвин же, напротив, полагая во всех организованных существах одинаковое стремление к быстрому размножению, тем самым считает и продовольствие стремящимся возрастать по той же геометрической прогрессии...

Итак, Дарвин сильно ошибается, считая свое учение распространением мальтусова закона на животное и растительное царства; эта ошибка имеет то важное значение, что она решительно не приводит к тем положениям, которые принимает Дарвин. Мы, наоборот, склонны думать, что стремление к быстрому размножению является следствием борьбы за существование, а не причиною ее, как полагает автор разбираемой нами книги... Да и самое стремление к быстрому размножению отнюдь не одинаково у всех организмов, как думает Дарвин; очень хорошо известно, что, чем бо́льшим опасностям подвержен данный организм, тем больше средств имеет он к размножению, и наоборот; но так как величина препятствий достигает своего maximum у простейших животных, то ясно, что они должны иметь наибольшее стремление к быстрому размножению. Действительно, известно из исследований Эренберга, что одна инфузория, при благоприятных обстоятельствах, дает от себя миллион в течение суток. Эти низшие животные имеют несколько способов размножения, совершающихся смотря по обстоятельствам, благоприятствующим этому

или другому роду размножения; так, бо́льшая часть инфузорий пред наступлением зимы облекается в особенный слой выделенного ими вещества и превращается в покоящееся, закоконированное состояние; по окончании же зимы из каждого кокона выходит большею частью по нескольку молодых неделимых, размножающихся также различными способами.

Из ошибочности изложенного мнения Дарвина вытекает неосновательность и следующего, очень важного положения его, состоящего в том, что борьба за существование совершается с тем большею силою, чем ближе стоят борющиеся организмы друг к другу по организации. «Самая сильная борьба, — говорит автор, — есть та, которая совершается между неделимыми одного вида, обитающих одну и ту же местность, употребляющих одну и ту же пищу и подверженных одним и тем же опасностям» (81). Это мнение совершенно несправедливо: во-первых, потому что и пища (организмы), как мы только что сказали, размножается в такой же точно степени, как и употребляющие ее организмы, которые сами, в свою очередь, служат пищею другим существам. Во-вторых, это мнение несправедливо еще и потому, что, как всякому известно, общие опасности и препятствия не возбуждают борьбы между неделимыми, подверженными этим бедствиям, а, напротив, заставляют их соединиться вместе, в одно общество, для того чтобы совокупными, более надежными силами дать отпор представившимся препятствиям. Мне даже кажется, что сходство организации известных существ обусловливает отсутствие между ними борьбы, что становится очень ясным из только что изложенных возражений против мнения Дарвина.

Итак, положение автора «*Происхождения видов*» об отношении силы борьбы за существование к сходству организации борющихся существ совершенно неверно; неверность эта, имеющая своим непосредственным источником неправильное обобщение мальтусовой теории, в свою очередь, служит основанием ошибочности всех выводов из изложенного положения. Так, она обнаруживает ложность принципа *вымирания*, кото-

рым Дарвин объясняет причину несуществования в данное время переходных форм между различными видами (см. выше, стр. 713). Кроме того, против этого принципа, которому автор придает очень важное значение и очень обширный круг действия, говорят еще существующие вариететы, многочисленность которых сам Дарвин старается доказать в главе об изменениях в естественном состоянии (53).

Разобравши принцип вымирания, исходя из основного пункта самой теории Дарвина — борьбы за существование, мы хотим так же точно дать несколько пояснительных слов об образе действия естественного избрания и о вытекающих из него результатах.

По теории Дарвина следует, что каждое изменение организации есть в то же время и усовершенствование ее, потому что естественное избрание сохраняет только полезные изменения и потому что все организмы произошли от простейших. «Если мы примем, — говорит автор, — обособление и приспособление отдельных органов за лучшее мерило органического совершенства существ в развитом состоянии, то *естественное избрание должно*, очевидно, *вести к усовершенствованию*» (134). «По теории естественного избрания, — говорит он дальше, — новые формы *совершеннее*, чем их предшественники, потому что каждый новый вид постепенно развился чрез приобретение, в борьбе за существование, преимущества перед другими, древнейшими формами» (342).

Изложенное мнение о действии естественного избрания опровергается очень многими фактами. Главный его недостаток заключается в отождествлении понятий о преимуществе и совершенстве организации, тогда как эти понятия должны быть строго разграничены. В самом деле, известное животное может быть гораздо сильнее другого, погибающего в борьбе, но в то же время оно может быть гораздо менее совершенно, нежели последнее. Примером этого может служить, например, гидра, питающаяся дафниями, животными, гораздо более совершенными...

Сказанного, я думаю, чересчур достаточно для того, чтобы принять, что не всякое изменение в природе сопровождается усложнением организации и что естественное избрание не всегда ведет к такому усовершенствованию.

Против главных принципов теории Дарвина говорит также современное существование многих низших организмов: эти существа, как первообразы всей жизни на земле, должны были давно уже измениться, давши начало более совершенным формам. Несмотря на то, однакоже, теперь еще существуют такие организмы, остатки которых находятся в древнейших осадочных слоях земной коры. Сюда принадлежат кремнистые инфузории, корненожки и др. Мы уже приводили (см. стр. 664—665) в пример несообразности и противоречия некоторых положений Дарвина его мнение о причинах неизменяемости некоторых низших организмов. Бронн, очень хорошо понявший ошибку Дарвина, для объяснения нахождения во все времена одних и тех же организмов возвращается к старинному мнению Ламарка, принимающего в этом случае существование произвольного зарождения этих организмов (514). Но если бы и можно было допустить такой способ появления организмов на земле, то он во всяком случае не может быть приложен к организмам, снабженным довольно развитыми панцырями. Кроме того, к таким существам, которых современное существование противоречит теории Дарвина, относится еще, кроме так называемых простейших, огромное множество других, более совершенных форм, имеющих уже гораздо более обособленных органов.

Итак, все объяснения изложенного противоречия теории Дарвина далеко не достигают своей цели: законность современного существования низших организмов остается попрежнему подверженной большому сомнению...

Но есть некоторые факты, позволяющие нам более удовлетворительным образом объяснить указанное недоразумение. Прежде, впрочем, чем изложить их, я считаю необходимым объяснить отношение изменяемости организации к степени ее совершенства. Читатель помнит, что Дарвин высказал об этом

предмете два совершенно противоположных мнения (см. выше, стр. 670). Основываясь на чисто теоретических данных, мы полагаем, что степень совершенства организации находится в прямом отношении к силе изменения, т. е. что чем сложнее устроен данный организм, тем более он способен к изменению. В самом деле, считая совершенство организации выражением приспособления ее к внешним условиям, становится понятным, что известное изменение этих условий всегда чувствительнее для более совершенного организма, чем для менее совершенного; так что при одних и тех же условиях первый организм должен значительно измениться, тогда как другой может измениться гораздо менее или даже вовсе не измениться. Кроме этого обстоятельства, объясняющего отчасти постоянное нахождение одних и тех же организмов в различные периоды развития земли, с этою же целью можно привести еще главный закон распространения низших животных; этот закон состоит в том, что инфузории имеют очень большой круг географического распространения: во всех частях света [встречаются] инфузории; кроме того, очень много видов инфузорий находится одинаково распространенными в очень отдаленных одна от другой странах. Так, например, Эренберг* находил одни и те же виды в Берлине и на Алтае. К этим фактам мы можем присоединить также быстрое размножение низших организмов, доходящее при благоприятных обстоятельствах до громадных размеров...

Итак, сообщенные факты гораздо лучше объясняют нам постоянство низших организмов на земле, чем прежние объяснения этого явления.

Этим мы кончаем наши замечания на теорию Дарвина; но прежде чем распрощаться с читателем, мы хотим сделать из них некоторые выводы.

---

* Все, что мы упоминали об инфузориях, взято нами из сочинения Эренберга «Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen», 1838, очень замечательном в описательной его части.

Главное достоинство теории Дарвина состоит, как мы уже упоминали выше, в том, что этот ученый не принимает необходимости [...] щивать* видов. К числу же недостатков относится неверное обобщение мальтусова закона и сообщение особенного значения принципам естественного избрания и вымирания. Все эти недостатки происходят от слишком поверхностного взгляда на влияние внешних условий на организмы, что составляет, конечно, главный факт организации и жизни; автор, несмотря на свои сведения из области геологии, нимало не остановился на природе и значении изменений внешних условий...

Итак, рассмотревши сочинение Дарвина даже самым поверхностным образом, мы все же должны признать несостоятельность его теории в самых главных, существенных ее положениях... Но, отвергая теорию Дарвина, мы этим еще не хотим бросать камнем в самую идею изменяемости видов; напротив, мы готовы предсказать этой теории великую будущность и, хотя мы не имеем убедительных фактов в пользу ее абсолютной истинности, однакоже, с глубокой верой в нее, мы можем смело и непреклонно стать в ряд самых ревностных ее приверженцев...

Ил. Мечников

Харьков
Февраль, 1863

* [скрещивать? — *Ред.*].



ОТ РЕДАКЦИИ

Представить в одном томе основные биологические произведения И. И. Мечникова — нелегкое дело. Его блестящая и многосторонняя научная деятельность оставила яркий след в многочисленных областях биологии и медицины. В его огромном литературном наследии отражены проблемы зоологии, эмбриологии, дарвинизма, сравнительной патологии, иммунологии, бактериологии и эпидемиологии инфекционных болезней. Кроме того, И. И. Мечников — блестящий писатель, полемист и глубокий мыслитель — оставил много ярких и интересных статей и книг по истории биологии, воспоминания о ближайших друзьях и соратниках, целый ряд рецензий, обзоров и публицистических памфлетов.

Хотя мы ограничились в настоящем издании лишь биологическими сочинениями И. И. Мечникова, но даже провести строгую грань между биологией и медициной подчас было трудно без искажения и умаления того блестящего и неповторимого сочетания идей и теорий, которое так ярко характеризует жизненный подвиг нашего великого ученого. Известно, что Мечников сам указал тот рубеж, когда он «до того зоолог... сделался патологом». Этим рубежом явились его исследования над внутриклеточным пищеварением у беспозвоночных, приведшие его к созданию фагоцитарной теории (1883). Однако и после этого Мечников продолжал печатать работы биологического характера, как, например, свои блестящие «Эмбриологические исследования над медузами» (1886), подводившие итог всей его творческой деятельности в области сравнительной эмбриологии, а в «Лекциях о сравнительной патологии

воспаления» (1892) дал поразительный образец того, как зоолог и биолог призваны развивать на основе дарвинизма «сравнительную патологию животных». Создание И. И. Мечниковым этой, как он считал, «отрасли общей зоологии» является достойным завершением всех его общебиологических идей. После этого Мечников, действительно, целиком погружается в проблемы иммунологии и бактериологии. Но, конечно, и в этих областях великий биолог неизменно вносил свой дарвинистический подход к пониманию явлений болезни и смерти человека. Венцом такого неповторимого синтеза явилась его попытка создать «учение об ортобиозе», теорию старости и смерти и борьбы с ними. Но здесь уже биологическая мысль Мечникова вступала в область, в которой необходимо было правильное понимание не только явлений жизни и смерти, здоровья и болезни, но и законов общественного развития.

Вот почему при выборе произведений для включения в настоящее издание мы вынуждены были ограничиться сравнительно немногими работами, знаменующими его основные достижения и этапы в его биологической деятельности. Мы хотели представить следующие стороны этой его деятельности: дарвинизм, сравнительная эмбриология, сравнительная патология. Но и в отношении каждой из этих областей выбор представлял большие затруднения.

В области дарвинизма, которым проникнуто все творчество нашего великого биолога, мы ограничились его блестящим «Очерком вопроса о происхождении видов» (1876), где с наибольшей полнотой дан историко-теоретический анализ проблем дарвинизма и где проявилось наибольшее созвучие идей И. И. Мечникова с мичуринским творческим дарвинизмом наших дней. Мы этим отнюдь не хотим утверждать, что в этом произведении можно со всем согласиться теперь. Да иначе и не может быть в отношении произведения, написанного более семидесяти лет назад. Мы сочли возможным поэтому опустить главу X «Очерка» как наиболее устаревшую. В «Приложениях» мы помещаем наиболее раннее, неопубликованное,

произведение Мечникова по вопросам дарвинизма. Это его рецензия 1863 г. на «Происхождение видов», полная юношеского задора и самоуверенности, но уже заключающая в зачатке все те критические мысли Мечникова о борьбе за существование, в которых он поразительно предвосхитил наше современное понимание слабых сторон взглядов Ч. Дарвина.

Сравнительная эмбриология — область, в которой И. И. Мечников, вслед за А. О. Ковалевским, создал наиболее замечательные работы. Учение о зародышевых листках, теория паренхимеллы, происхождение пищеварительных функций и многоклеточных организмов — таковы самые основные вопросы, в разрешении которых Мечников достиг блестящих результатов. Однако представить все эти стороны его исследований хронологически первыми и конкретными работами потребовало бы не одного тома и было бы мало доступно более широкому читателю. Поэтому мы ограничились лишь двумя самыми важными работами в этой области. «Исследования над внутриклеточным пищеварением у беспозвоночных» (1883) являются основной работой по вопросам, приведшим И. И. Мечникова к созданию его теории фагоцитоза. Она отмечает одновременно, как мы уже указывали, знаменательный рубеж в деятельности И. И. Мечникова. «Эмбриологические исследования над медузами» (1886) — лучшее и итоговое сравнительно-эмбриологическое произведение И. И. Мечникова, в котором представлен не только целый ряд его научных открытий, но и дан глубокий теоретический анализ важнейших проблем сравнительной эмбриологии (роль формы и функции в филогении зародышевых листков, теория фагоцителлы, происхождение многоклеточных животных). Одновременно И. И. Мечников в прекрасных исторических экскурсах восстанавливает приоритет А. О. Ковалевского и свой собственный в создании сравнительной эмбриологии. Это незаслуженно забытое блестящее произведение впервые появляется на русском языке.

«Лекции о сравнительной патологии воспаления» (1892) завершают развитие биологических идей И. И. Мечникова.

Таков цикл сравнительно немногочисленных, но бесспорно классических работ, которыми представлена в настоящем издании научная деятельность нашего корифея в области биологии. Его работы по проблемам старости и смерти, кишечной флоры и антагонизма бактериальных флор, блестяще завершаемые учением об ортобиозе, должны составить отдельный, самостоятельный том. Наконец, его прекрасные историко-биографические статьи собраны в особом издании («Страницы воспоминаний»), выпущенном в 1946 г.

При воспроизведении текстов Мечникова мы, естественно, старались сохранить все своеобразие его транскрипции терминов, имен и т. д. Мечников пишет: «сократительность», «амебовидный», «протоплазмический», «трансформический», «стерилизированные», «закистируется», «вариируется», «штудии», «снурок», «рыльцо», «бесполовой», «бездоказательство», «обжог» и т. д. и т. п. Термин «фагоцитный» встречается наравне с «фагоцитарный». Однако в ряде случаев пришлось отступить от крайне архаичных оборотов и написаний. Так, например, «спирилы», «эксудат», «стрептококи» и т. п. мы заменили на спириллы, экссудат, стрептококки и т. д. Это сделано во всех тех случаях, когда в помещаемых здесь сочинениях Мечникова обнаруживалось различное написание одних и тех же терминов. По этим же мотивам мы унифицировали написание русских названий животных, приняв его везде со строчной буквы. Своеобразие в написании имен (Рай, Уэллес, Уоллас, Оккен и др.) сохранено во всех статьях, за исключением переводных «Эмбриологических исследований над медузами», где имена приводятся в современной транскрипции. Однако мы сочли необходимым исправить ряд бесспорных опечаток, оговорив в примечаниях лишь наиболее крупные из них.

В. А. Догель и *А. Е. Гайсинович*



В. А. Догель и А. Е. Гайсинович

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ТВОРЧЕСТВА И. И. МЕЧНИКОВА КАК БИОЛОГА

I

Вторая половина XIX в. знаменуется пышным расцветом русской науки. В поразительно короткий срок 50—60-х годов во всех областях естествознания выдвигаются замечательные молодые русские ученые. Особенных успехов достигли в России химия и биология. В химии одно за другим появляются блестящие имена: несколько ранее прославившийся Н. Н. Зинин, А. М. Бутлеров, В. В. Марковников, Д. И. Менделеев, Н. Н. Соколов и многие другие. «За какие-нибудь 10—15 лет русские химики не только догнали своих старших европейских собратий, но порою даже выступали во главе движения...»* В области биологии тогда были еще в зените своей славы многогранный Карл Бэр, а в области медицины — Н. И. Пирогов. Но уже на смену им появляются И. М. Сеченов, С. П. Боткин, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, В. О. Ковалевский, К. А. Тимирязев и многие другие. Русская биология, наравне с химией, занимает ведущее положение в мировой науке.

Причины этого бурного научного развития следует искать в общей исторической обстановке, создавшейся в стране в преддверии 60-х годов. В 1856 г. Россия проиграла Крымскую войну. По всеобщему признанию, поражение потерпела не

* К. А. Тимирязев. Соч., т. VIII, стр. 154.

героическая армия русского народа, проявившая бесстрашие, упорство и самопожертвование, а бездарное царское правительство.

В России развивались капиталистические формы хозяйства. Широкие слои общества проникались убеждением, что настала эпоха коренных реформ и преобразований. Молодой царь Александр II на первых порах вынужден был пойти на некоторое временное ослабление полицейского гнета и цензуры. Все это способствовало оживлению общественно-просветительской деятельности, быстро приведшей к формированию революционно-демократического движения. Призывы Герцена в «Полярной звезде» и «Колоколе», проникавшие в Россию из-за рубежа, были подхвачены и расширены плеядой русских революционных демократов — Н. Г. Чернышевским, Н. А. Добролюбовым, Д. И. Писаревым и их многочисленными последователями. Создается революционно-демократическая пресса,—журналы «Современник», «Русское слово», отчасти «Отечественные записки» ведут пропаганду передовых идей.

Вначале эта пропаганда имела чисто просветительский характер. Вскрывая отдельные преступления царских чиновников, клеймя жестокость помещиков, просветители возлагали нередко большие надежды на «реформы» сверху и восторженно пропагандировали значение науки, особенно естествознания, в культурном развитии страны.

Сначала и царское правительство смотрело терпимо на это увлечение естествознанием. «Естественные науки, как наиболее удаленные от политики, считались и наиболее безвредными, им не отказывали даже в известном почете, открывали даже доступ в общую систему обучения».* Вот почему, как вспоминает И. И. Мечников, «в гимназиях относились благожелательно к научным стремлениям и не подавляли их усиленными требованиями по части классической премудрости. Греческий язык был вовсе устранен, а латынь свелась на ма-

* К. А. Тимирязев. Соч., т. VIII, стр. 143.

ловажную формальность. Зато было введено преподавание естественных наук, привлекшее к себе особенное внимание молодежи».*

Молодежь того времени увлекалась «саморазвитием». Читали не только «толстые» журналы, но и иностранные книги передового содержания. В Европе это был период распространения «позитивизма» (Конт, Милль, Спенсер, Бокль), широкую популярность приобрели сочинения вульгарных механистических материалистов Фохта, Бюхнера и Молешотта. То было время крупных открытий и в капиталистической Европе. Незадолго до того Роберт Майер и Гельмгольц провозгласили «закон сохранения силы»,** Кирхгоф и Бунзен открыли метод спектрального анализа, трудами Либиха, Бертло, Дюма и многих других создавалась органическая химия, в физиологии всеобщее внимание привлекали открытия Клод Бернара, Дюбуа-Реймона и Гельмгольца. Наконец, в 1859 г. было провозглашено Ч. Дарвином учение о естественном отборе, быстро завоевавшее себе приверженцев в России.

Все это поддерживало в молодежи стремление к науке, тягу в университеты. И в университетах в это же время происходят серьезные сдвиги. Старомодных профессоров, не занимавшихся научными исследованиями и читавших лекции только по устаревшим учебникам, без лабораторных занятий, стали заменять молодые ученые, способные увлечь молодежь в область самостоятельного научного исследования. В области биологии таким профессором был выдающийся русский ученый Л. С. Ценковский (1822—1887), специалист по бактериям, простейшим и низшим водорослям. Передовая профессура не ограничивалась чтением университетских лекций. Она старалась широко популяризировать достижения науки и интерес к ней в широких кругах общества. Знаменательной была в этом смысле организация в 1858 г. систематического чтения

* И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, М., 1946, стр. 6.

** Впервые, как известно, обоснованный и сформулированный еще М. В. Ломоносовым в едином законе сохранения материи и движения.

публичных лекций в петербургском «Пассаже». Там читали лекции по естествознанию, технике и медицине, демонстрировали опыты, приборы и изобретения выдающиеся русские ученые.

Молодежь была охвачена энтузиазмом; она прониклась убеждением, что в науке заключается «дело, способное поглотить все умственные влечения и нравственные силы, дело, не только лучше всякого другого могущее скрасить личное существование, но, по глубокому сознанию, и такое, которое входит необходимою составною частью в более широкое общее дело, как залог подъема целого народа, подъема умственного и материального».* Такой энтузиазм, конечно, нельзя было вогнать в жесткие рамки угодной правительству деятельности. В своем порыве к материалистической науке молодежь того времени вынуждена была переходить границы «дозволенного». Запрещенные книги, как, например, «Сила и материя» Бюхнера, выпускались подпольно в гектографированных изданиях (1860). Естественно, что осуществить это могли уже настоящие революционные кружки, которые наравне с такой научной антирелигиозной литературой выпускали и чисто политические листовки и прокламации. На революционный путь толкала не только русская действительность, но и международные события — национально-освободительное движение Гарибальди в Италии и борьба против рабства в Америке (война «Севера» и «Юга»).

В такой обстановке царское правительство вынуждено было пойти на «реформы». «Крестьянские „бунты“, возрастая с каждым десятилетием перед освобождением, заставили первого помещика, Александра II, признать, что лучше освободить *сверху*, чем ждать, пока свергнут *снизу*».** В феврале 1861 г. объявлено было об «освобождении» крестьян. Однако крестьянство быстро раскусило характер этой «реформы» и ответило на нее массовыми волнениями. Царское правительство сразу пере-

* К. А. Тимирязев. Соч., т. VIII, стр. 176.
** В. И. Ленин. Соч., изд. 4-е, т. 17, стр. 95.



Ил. Мечников

(80-ые годы)

шло к жестоким репрессиям, к расстрелам. Столь же жестоко расправилось оно в том же году с польским освободительным движением. Наконец, осенью 1861 г. вспыхнули студенческие демонстрации в Петербургском и Московском университетах, приведшие к массовым арестам и к закрытию университетов.

Путь жестоких репрессий, на который окончательно стало царское правительство с 1861—1862 гг., вызвал в среде молодежи того времени острый процесс политического размежевания. Наиболее передовые ее представители безоговорочно стали на путь демократической крестьянской революции. Идейным вождем этого направления явился Н. Г. Чернышевский; он продолжал вдохновлять молодежь и после своего ареста в 1862 г.; его роман «Что делать?», написанный в Петропавловской крепости (1863), произвел огромное впечатление. Революционные кружки и организации («Земля и Воля» и другие), несмотря на жесточайший террор, продолжали свою работу, выпускали прокламации («Молодая Россия», «Свобода» и другие), открыто призывавшие к революции. Но эти призывы оказались преждевременными: «...века рабства настолько забили и притупили крестьянские массы, что они были неспособны во время реформы ни на что, кроме раздробленных, единичных восстаний, скорее даже „бунтов", не освещенных никаким политическим сознанием».* Что могли сделать небольшие группы революционных демократов без наличия тогда в России рабочего класса? «Крестьянские восстания могут приводить к успеху только в том случае, если они сочетаются с рабочими восстаниями, и если рабочие руководят крестьянскими восстаниями».** Многие и многие талантливые представители передовой революционной интеллигенции погибли в тюрьмах, на каторге и в ссылке. Особенно много жертв повлек за собой выстрел Каракозова (1866), явившийся следствием перехода части молодежи на путь терроризма.

* В. И. Ленин. Соч., изд. 4-е, т. 17, стр. 96.

** И. В. Сталин. Беседа с немецким писателем Э. Людвигом, 1938, стр. 9.

В такой обстановке среди интеллигенции быстро произошло классовое расслоение. Все неустойчивые, псевдодемократические элементы сразу переметнулись в лагерь буржуазного либерализма. Но и многие передовые представители интеллигенции в обстановке жесточайшего террора вынуждены были ограничить себя научными и легально-просветительскими интересами. Вот почему в это время с особенной силой распространяются идеи о прогрессивном значении естествознания, от которого подчас готовы были ждать даже решения социальных проблем. Так, Д. И. Писарев писал в 1864 г.: «Естествознание составляет в настоящее время самую животрепещущую потребность нашего общества».* Он уверяет, что «скромное изучение химических сил и органической клеточки составляет такую двигательную силу общественного прогресса, которая рано или поздно — и даже скорей рано, чем поздно — должна подчинить себе и переработать по-своему все остальные силы».**

Как известно, такая переоценка значения науки, естествознания, была типична для того времени. Несмотря на материалистические позиции, которые занимали в философских вопросах революционные демократы, в вопросах исторических, социальных, они подчас оставались на идеалистических позициях. Вера во всемогущество «научного прогресса», в развитие «мыслящих личностей» была тогда широко распространена. На этом в общем сходились Н. Г. Чернышевский, Н. А. Добролюбов и Д. И. Писарев. «Прогресс основывается на умственном развитии; коренная сторона его прямо и состоит в успехах и развитии знаний»,—писал Чернышевский.*** «В развитии народов и всего человечества — сами принципы, признаваемые главнейшими двигателями истории, зависят несомненно от того, в каком положении находятся, в ту или другую эпоху, человеческие познания о мире»,— заявляет Н. А. Добролю-

---

* Д. И. Писарев. Соч., т. III, СПб., 1912, стр. 276.
** Там же, стр. 274.
*** Н. Г. Чернышевский. Полн. собр. соч., т. III, стр. 586.

бов.* «Размножать мыслящих людей — вот альфа и омега всякого разумного общественного развития»,— восклицает Д. И. Писарев.** Все эти наивные, ошибочные формулировки все же в большой мере отвечали объективным социально-экономическим запросам тогдашней России, нуждавшейся в скорейшем научно-техническом и промышленном развитии. Недаром великий русский химик Н. Н. Зинин заявил тогда: «Довольно нам ходить на помочах у заграницы, пора нам создавать свою науку».

И на эти призывы передовых властителей дум 60-х годов откликнулись широкие круги молодежи, из среды которых вышли десятки выдающихся людей русской науки и техники. Потянулись в науку из самых различных слоев общества — дворяне и разночинцы, гимназисты, военные, семинаристы и даже лицеисты.

«Новое направление захватило собою все, что было наиболее отзывчивого и чуткого среди молодого поколения. Оно проникло не только в гимназии и университеты, где естествознание преподавалось систематически и более или менее в полном виде, но и в такие учебные заведения, где место его было гораздо более скромно. В Александровском лицее, куда поступали большей частью молодые люди из привилегированного слоя, в надежде сделать блестящую служебную карьеру, где занятие изящной литературой вошло в плоть и кровь и где на первом плане преподавались юридические и исторические науки, и там образовался кружок молодежи, увлекшийся стремлением к положительному знанию. Некоторые члены этого кружка бросили даже лицей, чтобы немедленно же перейти к занятиям естествознанием».***

Вот почему прав К. А. Тимирязев, когда он заявляет, что «не пробудись наше общество вообще к новой кипучей деятельности, может быть, Менделеев и Ценковский скоротали

* Н. А. Добролюбов. Соч., т. III, 1936, стр. 241.
** Д. И. Писарев. Соч., т. III, 1912, стр. 276.
*** И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, стр. 16—17.

бы свой век учителями в Симферополе и Ярославле, правовед Ковалевский был бы прокурором, юнкер Бекетов — эскадронным командиром, а сапер Сеченов рыл бы траншеи по всем правилам своего искусства».*

Таковы были умонастроения передовой русской молодежи в период развития большинства будущих корифеев русского естествознания. Одним из наиболее молодых из них был Илья Ильич Мечников (1845—1916).

II

В семейной обстановке, окружавшей Мечникова в детстве, трудно обнаружить особые предпосылки к тому, чтобы из нее вырос такой гигант биологической мысли. Это была среднего достатка помещичья семья, жившая в своем небольшом имении (Панасовка, Харьковской губернии). Отец, бывший гвардеец, любитель покушать и поиграть в карты, занимался перепродажей лошадей. Мать происходила из культурной семьи, не чуждой столичных литературных интересов в эпоху А. С. Пушкина. На ней лежало руководство воспитанием детей, и она бесспорно оказывала на них большое влияние. Но, конечно, по-настоящему руководить их умственным развитием она вряд ли могла. Как и во всякой дворянской семье, дети были окружены гувернерами и учителями. У Ильи Ильича были сестра и три брата,— все старше его. Однако, несмотря на то, что они, по воспоминаниям И. И. Мечникова, все были одаренными детьми и получили в дальнейшем высшее образование, лишь один из них, Лев Ильич, мог оказать серьезное влияние на него. Лев Ильич Мечников (1838—1888), как известно, в дальнейшем стал ученым и революционным деятелем, другом и соратником Гарибальди, Герцена и Бакунина. Его разносторонние интересы не могли не оказать влияния на младшего брата, с большим вниманием прислушивавшегося к бе-

* К. А. Тимирязев. Соч., т. VIII, стр. 144.

седам Льва Ильича со своим учителем, студентом Харьковского университета И. И. Ходуновым. Широкая начитанность Ильи Ильича, всегда интересовавшегося литературой не только из области естествознания, но и по философии, истории, этнографии и географии, скорее всего заимствована им от Льва Ильича, преподававшего и писавшего в дальнейшем именно по этим вопросам. Сам же Илья Ильич уже в восьмилетнем возрасте стал увлекаться биологией: он собирал гербарий, делал флористические описания и воображал уже себя ученым. Страсть к коллекционированию насекомых и растений часто охватывает мальчиков десяти-двенадцатилетнего возраста с тем, чтобы быть забытой впоследствии. Но здесь эта детская склонность к биологии непосредственно перешла в увлечение юношеских лет и стала, наконец, главным содержанием всей жизни Мечникова. Одиннадцати лет он занимается наблюдениями над гидрами, а в пятнадцать лет твердо решает «посвятить себя изучению низших ступеней животного царства, проявления жизни в ее простейшей форме» (О. Н. Мечникова).

Интересно, что столь же рано обнаружилось у Мечникова и другое свойство его натуры — стремление передавать свои познания другим. Своих сверстников, таких же малышей, он старался сделать вольными или невольными слушателями своих «лекций» по ботанике. Мысль о лекциях возникла у мальчика, вероятно, на почве рассказов учителя его старшего брата, Ходунова, об университетской жизни. Это стремление учиться и учить сохранилось у Мечникова на всю жизнь.

«Учение» понималось молодым Мечниковым очень оригинально. Он с большой неохотой, с ропотом поддавался «официальной» регулярной учебе, тянул учебную лямку. Так, в гимназии он лишь перед выпускными экзаменами налег на все предметы, желая заслужить у родителей разрешение на поездку за границу для занятий биологией. Курс Харьковского университета Мечников прошел наспех, в два года вместо четырех, опять-таки увлекаемый мыслью скорее начать самостоятельную научную работу. Нам думается, что такое

отношение Мечникова к урокам и лекциям зависело не только от формализма и скуки тогдашнего провинциального преподавания, но также и от того, что юноша очень рано определил свои специальные интересы, с одной стороны, а с другой — чрезвычайно рано умственно развился. В старших классах гимназии Мечников уже созрел для университета, а в университете, после некоторой специальной подготовки у профессора И. П. Щелкова, он был уже готов к самостоятельной научной работе. В самом деле, еще будучи гимназистом 6-го класса (1862), Мечников слушает лекции в Харьковском университете и даже пытается, правда безуспешно, получить от профессора зоологии А. Ф. Масловского тему для специальной работы. Не успев в этом, он берет частные уроки у молодого, прогрессивного профессора физиологии И. П. Щелкова и во время каникул, в том же 1862 г., ведет наблюдения над простейшими, наблюдает пищеварение у инфузорий — сувоек и т. д. На грани между гимназией и университетской скамьей Мечников пишет в 1862 г., т. е. в семнадцатилетнем возрасте, свою первую научную статью «Некоторые факты из жизни инфузорий», вышедшую в свет, однако, лишь в 1865 г. в «Вестнике естественных наук».* Когда в 1865 г. двадцатилетний Мечников посетил в Неаполе работавшего там А. О. Ковалевского, которому в это время было уже 25 лет, отношения между ними установились, как между двумя равными, а не как между младшим и старшим. Между тем в этом возрасте разница в пять лет значит обыкновенно очень много. Для Мечникова характерно такое чрезвычайно раннее развитие его умственных способностей,— он проявил себя вполне созревшим для совершенно самостоятельной и оригинальной научной работы в таких летах, когда громадное большинство молодежи еще впитывает знания на профессорских лекциях. Есть еще одна особенность личности Мечникова, связанная с ранним формированием его

* См. подробнее об этом статью А. Е. Гайсиновича, Первые научные интересы И. И. Мечникова.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., Отд. биол., т. LI, 1946.

таланта и сказавшаяся в его произведениях. Мечников рано осознал таившиеся в нем огромные силы и поэтому в отношении научных вопросов чувствовал твердую уверенность в себе, которая многократно проявлялась во время его богатой перипетиями научной деятельности. Эта уверенность в юношеские годы могла казаться даже простой мальчишеской дерзостью и заносчивостью, хотя на самом деле имела под собою, как мы сказали, гораздо более глубокие корни. Проявление уверенности в себе сказалось у Мечникова в двух направлениях: с одной стороны, в упорной защите добытых собственным научным опытом убеждений наперекор всему и вопреки всяким, хотя бы прочно установившимся в науке мнениям; с другой стороны, в безбоязненной критике таких явлений в научной жизни, которые этого заслуживали. В этом безусловно отразилось влияние окружавших его настроений, тот энтузиазм, который охватил молодежь 60-х годов. Мечников по всему своему складу был прирожденным идейным борцом. Эту черту совершенно верно отметила и подчеркнула в своих воспоминаниях о муже вдова Мечникова.

Таким неутомимым и непримиримым борцом был он и в разработке научных проблем, и в научных спорах, и в тех сравнительно редких случаях, когда ему приходилось участвовать в открытой политической борьбе, например, по поводу автономии университетов. Быть может, в отдельных случаях могла иметь значение и личная антипатия Мечникова к некоторым, обычно заслужившим это, лицам. Из воспоминаний вдовы Мечникова можно понять, что Илья Ильич мог быть верным другом, но также и упорным врагом.

Все это весьма рано проявилось уже с первых научных шагов И. И. Мечникова. Так, в свои юношеские годы он увлекался писанием рецензий на учебники и книги биологического содержания. В 60-х годах библиографической работе вообще придавалось большое общественное значение. С нее начали и ей уделяли значительное внимание великие просветители Н. Г. Чернышевский, Н. А. Добролюбов, Д. И. Писарев.

Первыми литературными опытами И. И. Мечникова также были рецензии. Повидимому, первым печатным произведением его является рецензия на руководство по геологии проф. Леваковского. Эта рецензия, напечатанная в 1861 или 1862 г., по утверждению О. Н. Мечниковой, в какой-то московской газете, до сих пор не разыскана.

Однако несравненно больший интерес представляет другая рецензия, написанная Мечниковым в 18-летнем возрасте, в феврале 1863 г. и так и оставшаяся ненапечатанной.* В ней этот несовершеннолетний юноша, почти отрок, выступает с критикой гениального труда Дарвина о происхождении видов, совершившего переворот в биологии. Это ли не дерзость — может показаться на первый взгляд.

Однако при ближайшем рассмотрении эта юношеская рецензия Мечникова оказывается заслуживающей глубокого внимания как сама по себе, так и в качестве документа для оценки личности Мечникова.

Признавая большое значение труда Дарвина, называя этот труд «замечательной книгой», а также предрекая идее изменяемости видов великую будущность, Мечников, однако, находит целый ряд возражений против некоторых основных положений теории Дарвина. При этом особенно интересно, что выдвигаемые в рецензии возражения высказываются Мечниковым, правда, в более мягкой форме, гораздо позднее, в глубоком разборе им трудов Дарвина, вышедшем в 1876 г. и включенном в настоящее издание («Очерк вопроса о происхождении видов»). К этому периоду Мечников успел стать убежденным последователем дарвинизма; однако и позже он с большой осторожностью и критически относился к ряду моментов в теории о происхождении видов. И оказывается, что основные возражения Мечникова зародились у него еще тогда, когда ему было всего 18 лет и когда он писал упоминаемую нами рецензию. Только в ней, в соответствии с молодостью и горячностью автора, эти возра-

* Она публикуется впервые в настоящей книге, см. стр. 655—672.

Неопубликованные записи наблюдений И. И. Мечникова над инфузориями (12 марта 1862 г.)

(Музей памяти И. И. Мечникова, Москва)



Неопубликованные записи наблюдений И. И. Мечникова над инфузориями (13 марта 1862 г.)

(*Музей памяти И. И. Мечникова, Москва*)

жения формулированы значительно более резко и категорично, хотя и менее убедительно, чем в «Очерке» 1876 г. (см. об этом далее, стр. 708—710). Рецензия обнаруживает незаурядный критический и полемический талант Мечникова, который позднее проявляется очень часто и в его оригинальных научных трудах. А объектов для полемики и споров в плоскости научной работы было сколько угодно.

Научная деятельность Мечникова с самых первых работ была отмечена полемикой с крупными зарубежными учеными. Уже в связи со своими «Исследованиями о штиле вортицеллей» (1863) Мечникову пришлось скрестить оружие с известным немецким ученым Кюне. Проделав ряд экспериментов с действием разных веществ (кураре, вератрин и др.) на сократимый стебелек (или «штиль») инфузории сувойки, Мечников нашел, что внутренний тяж стебелька не является мышечным, как это утверждал Кюне, и при этом, естественно, критиковал разные пункты его работы. Кюне не остался в долгу и ответил гораздо более резкой критикой юного русского ученого. Мечников ответил новыми аргументами в свою пользу. По существу Мечников в этом споре был неправ, и много лет спустя, уже в начале XX в., было показано наличие в стебельке сувойки двух элементов: статического и сократимого, динамического, имеющего мышечный характер.

Гораздо более серьезную полемику пришлось вслед за тем выдержать Мечникову с известным паразитологом, профессором Лейкартом, в которой дело шло уже не о научных разногласиях, но о защите Мечниковым авторских прав на важное открытие. Во время своей второй поездки за границу (1864) Мечников, проработав некоторое время самостоятельно на Гельголанде над морской фауной, переехал затем в г. Гиссен, чтобы заниматься в лаборатории Лейкарта, который его охотно к себе принял. При этом, работая самостоятельно над круглыми червями, паразитирующими в лягушке, хотя и пользуясь консультацией Лейкарта, Мечников сделал чрезвычайно интересное открытие о наличии у нематоды

Rhabdias двух правильно чередующихся поколений — паразитического и свободноживущего. Такой случай чередования поколений и до сих пор является единичным и может служить одним из показателей того пути, по которому многие нематоды постепенно перешли от свободного образа жизни к паразитическому. Открытие было сделано самим Мечниковым, при помощи им самим выработанного изменения в методике культуры нематод, и лишь затем сообщено Лейкарту. После некоторого периода общей работы и решения совместно опубликовать результаты Лейкарт, не сказав об этом Мечникову ни слова, напечатал статью за одним своим именем (1865). Участие Мечникова в работе отмечено было Лейкартом лишь как «живой интерес, проявлявшийся господином Мечниковым к наблюдениям и опытам» своего кратковременного руководителя. Мечников был поражен, узнав о появлении статьи Лейкарта. Здесь дело шло не только о приоритете, но об утрате веры в людей, к которым юноша питал сначала полное доверие и уважение. Он обратился за советом к известному гиссенскому зоологу профессору Клаусу. Последний, услышав рассказ Мечникова, вполне поверил ему, заметил, что за Лейкартом уже замечены подобные поступки, и советовал выступить против Лейкарта в печати. Так возникла оживленная полемика. Мечников выступил с заметкой, на которую последовал ответ Лейкарта, вызвавший вторичное выступление Ильи Ильича, издавшего для разъяснения вопроса отдельную маленькую брошюру (1866). С большой искренностью рассказывает в ней Мечников о всех перипетиях этого неприятного инцидента, ссылается на многих свидетелей, а в том, чего он юридически не может доказать, просит верить его честному слову. Этот призыв к чести ученого звучит, с одной стороны, юношески наивно, но, с другой стороны, и подкупающе благородно.

Боевой задор, связанный с бесконечной верой в науку, Мечников сохранил на всю жизнь, неизменно выступая против научных ошибок и борясь с препятствиями, создаваемыми подлинной науке, откуда бы они ни исходили.

III

Интересно проследить, как развивалась и изменялась научная тематика Мечникова в области биологии. После первых протистологических работ, выполненных еще в Харькове, Мечников, начиная со второй поездки за границу, с юношеским увлечением, со всем пылом своей импульсивной натуры предается исследованию морской фауны во всем ее необычайном разнообразии, изучая морфологию и эмбриологию ее представителей. Впрочем, он не довольствуется одним морем, но распространяет при случае свои исследования и на наземную фауну (Cecidomyidae, полужесткокрылые, сухопутные планарии и др.). Сначала он в одинаковой степени интересуется как морфологией, так и историей развития животных, позднее эмбриологические исследования ясно выступают на первый план. Круг охваченных этими исследованиями Мечникова животных все увеличивается и, в конце концов, становится даже более обширным, чем у его славного друга А. О. Ковалевского. Действительно, Ковалевский за всю свою жизнь ни разу не касался двух типов животного царства — простейших и губок. Кроме того, его почему-то никогда не привлекали и столь интересные во многих отношениях жизненные циклы различных паразитов. Мечников выпускает целый ряд работ по губкам, которые наравне с кишечнополостными послужили основным материалом для создания его теории паренхимеллы, и дает немало ценных исследований по паразитическим животным,— исследований, и до сих пор сохранивших свое значение.

Помимо вызвавшего такую длинную полемику с Лейкартом открытия Мечниковым чередования двух поколений (паразитического и свободного) у некоторых нематод, ему принадлежат работы по паразитическим инфузориям Sphaerophyra (1864), по развитию Myzostomum (1866), по некоторым цестодам (1868), по развитию любопытного живородящего жаберного сосальщика Gyrodactylus (1869), по загадочным ортонектидам (1881), которые в морфологическом отношении составляют до известной

степени переход между одноклеточными и многоклеточными. Наконец, классическими являются его исследования по развитию паразитических медуз Cuninidae (1886). Серьезное внимание, уделявшееся Мечниковым вопросам о паразитизме и паразитах, иллюстрируется также тем обстоятельством, что один из его крупных научно-популярных очерков (50 страниц), напечатанный в 1874 г. в журнале «Природа», носит название «Общий очерк паразитической жизни». Эта паразитологическая линия деятельности Ильи Ильича, вероятно, очень пригодилась ему при переходе к работам в области медицины и патологии.

Область изучения эмбриологии беспозвоночных представляла собою в 60-х годах XIX в. благодарное поле деятельности. Теперь описательная эмбриология настолько изучена, что лишь с трудом можно найти объект интересный и, вместе с тем, еще мало затронутый. Дело в таких случаях может итти лишь о каких-нибудь весьма редких и трудно добываемых объектах, вроде древнейшего представителя головоногих наутилуса, живущего лишь в южных частях Тихого океана, или загадочного паразита глубоководных химеровых рыб ленточного червя Gyrocotyle.

В 60-х годах процент исследованных групп беспозвоночных был столь же мал, как теперь процент неисследованных, и перед зоологами раскрывался неисчерпаемый источник богатейшего материала. В освещении дарвиновской теории эволюции и ее филогенетических выводов, распространенных на область эмбриологии особенно ясно Ф. Мюллером (1864), весь этот материал был интересен, так как исследование развития каждой новой группы животных обещало дать, по намеченному впервые Ф. Мюллером биогенетическому закону, ответ на вопрос о родственных отношениях данной группы. Вот почему и Мечников и Ковалевский в первые годы своих эмбриологических исследований изучают самые разнообразные объекты и, отвлекаясь от чисто эмбриологических работ, переходят к морфологии малоисследованных групп, чтобы затем вновь

вернуться к своей излюбленной эмбриологии. В это время каждый из них ведет одновременно несколько исследований на различные темы, работая со страшным напряжением сил. Так, за 1865—1869 гг., т. е. со времени, как Мечников перешел от работ по простейшим к исследованию многоклеточных, им изучались следующие группы беспозвоночных: кольчецы (Polychaeta), гастротрихи (им был впервые установлен этот класс низших червей), турбеллярии (Rhabdocoela, Triclada), круглые черви, Myzostomida, коловратки (Apsilus), моллюски (развитие Sepia), немертины, сосальщики (Gyrodactylus), цестоды, насекомые (двукрылые и полужесткокрылые) и низшие хордовые (Balanoglossus). Всего за пять лет около 30 работ, трактующих о морфологии и эмбриологии 12 разных классов беспозвоночных. Такое же разнообразие в отношении объектов исследования имеет место и в последующее пятилетие, до 1874 г., но с этих пор публикуемые Мечниковым эмбриологические работы начинают концентрироваться вокруг двух низших типов Metazoa, а именно губок и кишечнополостных. Действительно, с этого времени и до полного перехода Мечникова к медицинской тематике, т. е. до 1885—1886 гг., им опубликовано четыре статьи по губкам и девять статей по медузам, сифонофорам и гребневикам, в том числе такие капитальные сочинения, как «Исследования над развитием медуз и сифонофор» (около 100 страниц) в 1874 г., и «Эмбриологические исследования над медузами» (160 страниц с большим атласом рисунков) в 1886 г. Между тем по другим группам животных Мечников в это время серьезно занимался лишь эмбриологией многоножек (две статьи) и турбеллярий (одна статья).

Причины такого изменения тематики лежат в изменении основных проблем эмбриологических исследований Мечникова. В первое десятилетие своей научной деятельности Мечников в основном работал параллельно с Ковалевским над обоснованием гомологичности обоих первичных зародышевых листков у всех беспозвоночных, из чего далее вытекало установление на сравнительно-эмбриологическом материале общих

закономерностей развития у животных и доказательство исторического единства всего животного мира. Соответственно с этим, в этот период Мечникова особенно интересовали такие группы, у которых вопрос о закладке зародышевых листков был наиболее трудно разрешимым. Поэтому Мечников берется за развитие насекомых с их обремененными желтком яйцами, со сложной системой зародышевых оболочек. Его предшественнику в этом вопросе — Вейсману (1864) не удалось разобраться в этапах развития зародышевых листков у насекомых (см. примечание 160), но Мечников сначала у зародышей полужесткокрылых, потом еще яснее у травяных тлей и двукрылых прекрасно показал дифференцировку двух первичных зародышевых листков, а также разгадал главное значение зародышевых оболочек, дав им, соответственно, наименования *амниона* и *серозы*, сохранившиеся до сих пор. Его же заслугой является и доказательство весьма раннего обособления полового зачатка у зародышей Insecta (1866). Не менее затруднений для доказательства гомологии зародышевых листков представлял и класс паукообразных. Мечников обратился к развитию скорпионов и блестяще показал наличие у них вездесущих зародышевых листков (1866—1870). Затруднение для теории зародышевых листков представляли головоногие моллюски с их особым типом дробления (дискоидальное дробление) и относительно огромными, набитыми желтком яйцами. Мечников занялся развитием головоногого Sepiola (1867) и доказал, что, при наличии некоторых уклонений в развитии, у головоногих тем не менее имеются типичные зародышевые листки, гомологичные листкам прочих животных.

До сих пор эмбриологические пути исследований Мечникова и Ковалевского шли параллельно. Однако с того момента как Мечников, сначала в том же плане исследования, обратился к губкам (1874) и вернулся к кишечнополостным (первая небольшая работа его по кишечнополостным была опубликована еще в 1869 г., первая же большая работа по развитию медуз и сифонофор — в 1874 г.), его стал особенно интересовать не

столько вопрос о зародышевых листках, сколько о том, какие способы становления многоклеточного организма из яйца являются наиболее примитивными, какие формы образования зародышевых листков можно считать наиболее древними, а в связи с этим, и какие выводы можно сделать на основании исследования ранних стадий развития животных о происхождении многоклеточных организмов. Этот важный вопрос общей биологии и оказывает влияние на дальнейший выбор Мечниковым объектов для эмбриологических работ.

Незадолго перед этим Геккель (1872) на основании целого ряда эмбриологических работ А. О. Ковалевского сформулировал свою «гастрейную теорию» происхождения многоклеточных. Согласно этой теории, многоклеточные произошли о шаровидных, вольвоксообразных колоний простейших (стадия «бластеи»), у которых одна половина колонии впятилась в другую, дав двуслойный организм, впячивание которого превратилось в пищеварительную, или гастральную, полость, а отверстие впячивания, или бластопор, приняло функцию рта. Такая гастрея, по мнению Геккеля, и представляет собой прототип предков всех многоклеточных организмов. Гипотетические бластея и гастрея отображаются в онтогенезе громадного большинства Metazoa в стадиях бластулы и гаструлы. Теория гастреи была изложена Геккелем с большим блеском и столь же большой самоуверенностью, но у Мечникова она с самого начала вызвала ряд сомнений, главным образом ввиду ее сильной схематичности и упрощенности решения такого сложного вопроса.

Поэтому Мечников стал искать иного решения и обнаружил при этом обычный для него исторический подход к проблеме. А именно, если бластула и инвагинационная гаструла представляют в онтогенезе отображение предковых форм всех Metazoa, то, очевидно, лучше и яснее всего и эти стадии, и инвагинация при гаструляции должны быть выражены именно у низших представителей Metazoa, т. е. у губок и кишечнополостных. Между тем при многократных исследованиях

Мечниковым этих типов животных оказалось обратное. Как раз у наиболее низко организованных медуз, а именно гидромедуз, и у наиболее примитивных губок энтодерма возникает, как показал Мечников в своих классических работах по развитию медуз, не путем инвагинации, а иными способами. Сравнивая развитие разных медуз, Мечников мог построить ряд видоизменений гаструляции, начиная с таких форм, у которых энтодерма образуется путем мультиполярной иммиграции, к формам с униполярной иммиграцией клеток бластулы, и далее замкнул ряд формами, где униполярная иммиграция переходит в инвагинацию. Иммиграционный способ образования энтодермы Мечников считал более первичным. У одной из наиболее примитивных губок, Ascetta, Мечников также нашел, что гаструляция происходит путем внедрения в полость овальной бластулы клеток на заднем полюсе личинки, в результате чего вся полость заполняется плотной массой клеток и получается личиночная стадия, которую Мечников назвал *паренхимулой* (1877). В развитой на этой основе Мечниковым теории происхождения многоклеточных стадия паренхимулы получила такое же ведущее значение, как в гастрейной теории стадия гаструлы. Эта теория в ее окончательном виде была сформулирована Мечниковым в 1886 г. в большой работе по развитию медуз, которая на русском языке появляется в печати впервые в настоящем издании избранных сочинений Мечникова. Исходя, подобно Геккелю, при построении своей теории из шарообразных колоний жгутиконосцев, Мечников рисует себе совсем иную картину происхождения Metazoa. По мнению Мечникова, паренхимула губок и гидроидных медуз рекапитулирует древнюю, предковую филогенетическую стадию многоклеточных, которую поэтому следует называть *паренхимеллой* (см. примечание 146). У паренхимеллы, следовательно, не было кишечной полости, а ее функцию выполняло внутреннее скопление клеток (паренхима), причем пищеварение должно было носить характер внутриклеточного. Это последнее положение ясно вытекало из того, что внутриклеточное

пищеварение широко распространено, с одной стороны, у простейших и, с другой—именно у низших многоклеточных. Между тем по теории гастреи внутренняя полость ее служит для переваривания пищи и, значит, у колонии одноклеточных уже предполагается полостное пищеварение, что совершенно не согласуется с нашими представлениями о пищеварении простейших. Поэтому инвагинационный кишечник с эпителизированными стенками является, по мнению Мечникова, уже вторичным образованием, равно как и бластопор,— это адаптации первично бескишечной и безротой паренхимеллы, вызванные переходом к межклеточному, или внеклеточному, полостному пищеварению. Правильность этой мысли Мечникова косвенно подтверждается и теми соображениями, которые делались и делаются относительно разных типов закладки мезодермы. А именно, энтероцельный способ образования мезодермы, имеющийся у хордовых и иглокожих и заключающийся в образовании среднего пласта за счет боковых выпячиваний (т. е. инвагинаций) средней кишки, считается вторичным по сравнению с телобластическим или с иммиграционным. Энтероцельный способ рассматривается большей частью как результат упрощения и укорачивания первоначально более сложного и менее локализованного процесса иммиграции клеток мезодермы.

Сравнивая гастрейную теорию с теорией паренхимеллы, легко можно убедиться в том, что теория Мечникова, помимо ряда морфологических доказательств (характер гаструляции у низших Metazoa), содержит в себе очень важные физиологические моменты, делающие ее более вероятной и убедительной. Уход части поверхностных клеток шаровидной колонии Protozoa внутрь полости шара для переваривания захваченной пищи является достаточно правдоподобным объяснением для самого процесса иммиграции, тогда как инвагинация одной половины шара в другую, требуемая теорией гастреи, с физиологической точки зрения остается недостаточно обоснованной (см. ранее сказанное). Новые исследования губок (Пурбэ,

1933) показывают, что далее, повидимому, внутренние клетки утратили способность захватывания пищи извне, сохранив, однако, свою пищеварительную функцию: непереваренная, но захваченная наружными клетками пища непосредственно передавалась ими внутренним клеткам паренхимы, или фагоцитам, которые ее переваривали. Эти данные рисуют возможность приобретения и длительного сохранения паренхимеллой того типа строения, который принимал для нее Мечников. Таким образом, мечниковская теория была не только гораздо более глубокой, чем схематизированная и механистическая гастрейная теория, но она, кроме того, гораздо подробнее разбирает вопрос о характере многоклеточности самого первого многоклеточного организма.

Тем не менее, теория паренхимеллы не получила широкого признания у современников Мечникова, которых, очевидно, прельщала бóльшая простота и наглядность концепции Геккеля. Весьма знаменательно, однако, что в последние годы интерес к теории паренхимеллы сильно возрастает и целый ряд крупных ученых становится на ее сторону. Совершенно определенно защитником этой теории стал покойный академик А. А. Заварзин, который в своих «Очерках эволюционной гистологии крови и соединительной ткани» (вып. 1, 1945) детально разбирает преимущества мечниковской теории по сравнению со всеми другими гипотезами о происхождении Metazoa. Теория паренхимеллы, помимо своего назначения для выяснения эволюции многоклеточности, играет громадную роль, как это отмечает Заварзин, и в оценке эволюции тканей. С точки зрения теории паренхимеллы, «первичными тканями оказываются не эпителии, а покровная наружная эпителиеобразная ткань с ресничным двигательным аппаратом и внутренняя фагоцитирующая масса не связанных друг с другом клеток, представляющая зачаток будущих энтодермы и мезодермы». Разделяет теорию паренхимеллы, повидимому, и В. Н. Беклемишев.

За границей теория Мечникова в качестве наиболее обоснованной и вероятной завоевывает в последнее время себе место

даже в крупных зоологических руководствах. Так, в американском большом руководстве по зоологии беспозвоночных, составленном Либби Хаймэн (1940), после признания теории Мечникова наиболее отвечающей действительности, рисуется следующая картина предка многоклеточных: Metazoa произошли от полых, сферических колоний жгутиконосцев, в которых сначала дифференцировались соматические и половые клетки, а позднее — двигательно-чувствительные и пищеварительные путем ухода последних внутрь, в полость шара. В такой паренхимелле пища ловилась поверхностными клетками и передавалась внутренним амебоидным клеткам для пищеварения. Половые клетки также переместились внутрь и получали пищу от амебоидных. На одном из полюсов шара имелись, вероятно, специальные чувствительные клетки. Такой организм мог, по мнению Л. Хаймэн, явиться общим предком кишечнополостных и червей, а по существу он является воплощением представлений Мечникова о паренхимелле. Таким образом, мы видим, что к нашему времени теория Мечникова воскресает вновь и оттесняет на второй план прочие гипотезы происхождения многоклеточных.

IV

Исследования Мечникова над губками, приведшие к теории паренхимеллы, имели еще и другие крайне важные последствия. Мечников был первым исследователем, открывшим в развитии губок наиболее характерный для их эмбриологии процесс извращения зародышевых пластов, при котором слой, занимающий в начале развития поверхностное положение, позднее уходит вглубь и, наоборот, внутри лежавшие клетки выползают на поверхность испытывающей метаморфоз личинки. Именно эта особенность развития способствовала выделению губок в особый тип животных и привела к тому, что известный французский зоолог Деляж дал губкам название Enantiozoa, т. е., животных, вывернутых наизнанку.

Однако наиболее поразительными оказались выводы, к которым пришел Мечников на основании изучения пищеварительной функции у губок. Установив, что она осуществляется внутриклеточно мезодермальными амебоидными подвижными клетками, Мечников затем стал изучать внутриклеточное пищеварение у турбеллярий (1877) и других низших беспозвоночных. Прослеживая в ряде работ эволюцию пищеварительной функции до появления настоящего пищеварительного канала, Мечников все более и более убеждался в глубокой древности и универсальности этой функции мезодермальных элементов на самых различных ступенях животного мира. Самым неожиданным было то, что амебоидные элементы, сохраняя свою способность захватывать инородные тела, имеются и у животных, обладающих настоящей пищеварительной системой. Следовательно, у них они играют какую-то другую роль. Так, Мечникову удалось показать на иглокожих, что амебоидные клетки играют роль при процессах атрофии личиночных органов.

Но поворотным моментом явилось ознакомление Мечникова в 1882 г. с господствовавшими тогда в патологии теориями воспаления. Выхождение лейкоцитов сквозь стенки кровеносных сосудов, наблюдающееся при всяких воспалительных процессах, толковалось тогда не как защитная реакция, а, наоборот, как результат патологического воздействия микробов, вызывающих повреждение стенок сосудов. Мечников решил выяснить явления воспаления на низших организмах. Так возникли знаменитые опыты Мечникова над медузами и другими прозрачными морскими животными, проделанные им впервые в 1882 г. в Мессине (см. примечание 118). Хорошо известно, что они привели к созданию им замечательной фагоцитарной теории. Впервые Мечников провозгласил ее на VII съезде русских естествоиспытателей и врачей в Одессе в своем докладе «О целебных силах организма» (1883). Однако научное обоснование этой теории Мечников дал в целой серии экспериментальных работ, открывающейся помещенными в нашем издании «Исследованиями о внутриклеточном пищеварении у

беспозвоночных» (1883). Начав с чисто зоологических объектов и физиологических процессов внутриклеточного пищеварения, Мечников все более и более углублялся в изучение патологических процессов. Он это осуществил сначала на примере грибковых заболеваний у дафний (1884), затем уже у позвоночных, на примере борьбы организма с сибиреязвенными палочками (1884). В дальнейшем Мечников целиком углубляется в проблемы бактериологии и иммунологии. Таким образом, 1883 год — поворотный пункт во всей творческой деятельности Мечникова. «Совершился перелом в моей научной жизни. До того зоолог, я сразу сделался патологом».

Однако новая теория была встречена медицинским миром крайне враждебно. Первые годы после открытия им фагоцитарной теории воспаления протекают в жизни Мечникова, как непрерывная борьба «одного против всех», «заблудившегося в медицине зоолога», как себя характеризовал (впрочем, неправильно) сам Илья Ильич, против всего медицинского научного мира. В самом деле, несмотря на то, что некоторые зоологи, и Пастер среди медиков, с самого начала сочувственно отнеслись к идее Мечникова, широкие круги медиков, в том числе такие величины, как Кох, Беринг и другие, встретили фагоцитарную теорию в штыки. Они защищали другие теории происхождения воспаления и иммунитета успевшие более или менее глубоко укорениться в медицине. Перипетии этой борьбы выходят уже за пределы нашей области; к тому же она отлично иллюстрируется в мечниковских «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» (1892), явившихся венцом его исследований в области фагоцитарной теории. Из этих лекций видно, что борьба велась и словом и делом. Часть возражений противников Мечников опровергал со всем блеском своего полемического таланта, базируясь на их собственных неправильных теоретических построениях или фактических неточностях. Но временами против теории Мечникова выдвигались противоречащие ей новые данные и открытия. Тогда он немедленно принимался или сам, или при помощи

учеников за специальные поверочные исследования, успешно объясняя причины кажущихся разногласий новых данных с теорией фагоцитоза. Двадцать лет этой борьбы привели, наконец, к полному признанию крайне важного значения фагоцитоза в патологии воспаления и иммунитета.

«Лекции о сравнительной патологии воспаления» выпукло характеризуют ту важнейшую особенность творчества Мечникова, которая привела его к успешному решению вопроса. Это *сравнительно-биологический метод*, базирующийся на филогенетическом принципе и на дарвиновской теории естественного отбора. Этот метод исследования был общим для двух крупнейших наших ученых того времени и повлек за собой громадной важности результаты. Сравнительно-биологический подход возник у Мечникова почти одновременно с несколько ранее его вступившим на этот путь А. О. Ковалевским из той первоначальной направленности их исследований, которая заключалась в стремлении доказать путем сравнения развития различных групп беспозвоночных, что основные законы эмбрионального развития беспозвоночных и позвоночных совпадают, что на основании эмбриологических данных блестяще подтверждало дарвиновскую теорию единства происхождения всего животного мира. Эта цель была успешно достигнута силами обоих ученых, а вместе с тем возникла и важнейшая новая отрасль биологии — *сравнительная эмбриология.*

Интересно, что оба наших великих эмбриолога пришли в дальнейшем, и почти в одно и то же время, к исследованиям сравнительно-физиологического характера: Ковалевский — к сравнительной физиологии органов выделения, Мечников — к вопросам внутриклеточного пищеварения, а в связи с этим и к деятельности фагоцитарных клеток, к процессам гистолиза, к явлениям борьбы фагоцитов с микробами, что привело его в конце концов к созданию сравнительной патологии. Однако в этих физиологических исследованиях пионером был уже не Ковалевский, а Мечников. Самый выбор Ковалевским в ка-

честве предмета исследований выделительной системы обусловлен, быть может, тем, что в процессах экскреции нередко принимают деятельное участие фагоциты, интерес к которым пробудили работы Мечникова. Точно так же интереснейшие явления гистолиза во время метаморфоза мух были правильно разгаданы Ковалевским на основе учения Мечникова о фагоцитозе (см. примечание 115).

Таким образом, можно сказать, что Мечников и Ковалевский стали также пионерами *сравнительной физиологии*. Но сравнительная физиология в их понимании есть в значительной мере то же самое, что эволюционная физиология наших дней, которая, следовательно, ведет свое начало от наших гениальных эмбриологов.

Наконец, Мечников вне всякого сомнения должен считаться основоположником *сравнительной патологии*, ибо им было введено в науку самое понятие об этой отрасли знания. Читая страницы «Лекций о сравнительной патологии воспаления», можно легко видеть, что и здесь все факты и теории построены на том же сравнительно-филогенетическом подходе, как и в чисто биологических работах Мечникова: начиная с простейших, Мечников прослеживает изменения внутриклеточного пищеварения и фагоцитоза в восходящем порядке у всех главных групп животного царства вплоть до млекопитающих включительно. И надо сказать, что именно эта филогенетическая обусловленность делает «Лекции» особенно убедительными.

«Лекции о сравнительной патологии воспаления» являются, таким образом, венцом всей биологической деятельности Мечникова. Поэтому они естественно завершают труды нашего корифея в области биологии, хотя одновременно пролагают путь к области патологических явлений. В «Лекциях» Мечников дал пример того, как надо изучать патологические процессы с «самой общей биологической точки зрения», т. е. на основах дарвинизма. Вот почему Мечников рассматривал «сравнительную патологию животных» в качестве «отрасли общей зоологии».

Очень часто при рассмотрении всей творческой деятельности Мечникова, являющейся поразительным примером стремительного развития неразрывно связанных между собой теорий, ищут одну, основную, «стержневую» идею, пронизывающую всю научную деятельность нашего великого соотечественника — своего рода «доминантную» идею его жизни. Так, один из лучших учеников Мечникова, А. Безредка, в брошюре «История одной идеи», такой идеей в жизни Мечникова считает фагоцитоз. «Как всякая истина, — пишет Безредка, — идея о фагоцитозе пережила автора. Она продолжает будить мысли и зарождать новые исследования. Разбив рамки зоологии, в которых она впервые увидела свет, она завоевала различные отрасли биологии и проникла в медицину, где роль ее необъятна». Как мы уже указали отчасти раньше, действительно, мысль Мечникова наиболее длительно и неустанно останавливалась на явлениях фагоцитоза — у одноклеточных существ, у отдельных свободных (микрофаги) и зафиксированных (макрофаги) клеток многоклеточных организмов, у целых клеточных пластов (внутриклеточное пищеварение в средней кишке некоторых групп животных).

После 1883 г., когда Мечников впервые осознал громадную роль фагоцитоза, эта идея, можно сказать, поглотила его целиком, и вся его дальнейшая деятельность характеризуется борьбой за теорию фагоцитоза и стремлением найти все бо́льшие доказательства всеобъемлющего значения этой идеи в живой природе. Беззаветная преданность своей доминантной идее была тем рычагом, которым Мечникову, после двадцатилетней борьбы, удалось преодолеть косность установившихся в медицине мнений относительно значения явлений воспаления и сделать теорию фагоцитоза одним из ведущих учений в области медицины. Нельзя, однако, обойти молчанием тот факт, что вполне естественное увлечение автора этого учения своей идеей в некоторых случаях являлось причиной недооценки Мечниковым ряда факторов, которые могут, наряду с фагоцитозом, играть роль в таких важных явлениях, как,

явления иммунитета. Мечников, приписывая сначала фагоцитам только активную непосредственную роль в истреблении микробов путем поглощения и переваривания последних, не был склонен придавать большое значение в выработке явления иммунитета гуморальным воздействиям. Позднее он уже допускал гуморальное влияние, но считал, что оно обеспечивается лишь через посредство фагоцитарных клеток, отчасти свободных макрофагов, главным же образом фиксированных макрофагов. «Можно думать, — говорит он в своей «Невосприимчивости в инфекционных болезнях», — что главный источник антитоксинов представляют макрофаги»... «Если эти последние играют действительно главную роль в образовании антитоксинов, то нужно ожидать того, что эта функция должна принадлежать не только подвижным макрофагам крови, и лимфы, но также и макрофагам неподвижным, находящимся в большом числе почти во всех органах».* Эти слова говорят о том, что Мечников безусловно должен считаться первым основателем учения о ретикуло-эндотелиальной системе.

Однако наши современные представления о механизме иммунитета расширились и углубились, образование антител приписывается в основном не фагоцитам, в выработке иммунитета объединяются факторы клеточной, тканевой и гуморальной природы; получающие импульсы от нервной системы, руководящей ими у человека и высших животных. Роль нервной системы в явлениях иммунитета тогда еще не была выяснена. Она получает свою отчетливую оценку лишь в новейших исследованиях советских ученых, пересматривающих понимание их в свете концепции «нервизма», провозглашенной И. М. Сеченовым, С. П. Боткиным, И. П. Павловым, Н. Е. Введенским. Все же следует отметить, что везде, где Мечникову уже могла быть понятна роль нервной системы, он это отмечает. Так, вскоре после опубликования И. П. Павловым своих классических

* И. И. Мечников. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. СПб., 1903, стр. 430, 431.

опытов по пищеварению, Мечников привлекает их для понимания различия между внутриклеточным и полостным пищеварением. Свои выводы он резюмирует следующим образом: «Рассматривая внутриклеточное и выделительное пищеварение в их общих чертах, мы видим, что химические процессы обоих подчинены влиянию живых частей организма. У низших животных — химическая сторона пищеварения управляется протоплазмой амебоидных клеток. У высших — эта роль принадлежит очень сложному аппарату, в котором преобладающее значение имеет нервная система». * Объясняя происхождение фагоцитарной функции у низших животных на основе общей протоплазматической чувствительности, Мечников не упускал из виду, что в явлениях воспаления у высших животных очень важную роль играет нервная система. Так, критикуя теорию воспаления Конгейма и его последователей, Мечников заявляет: «Теория эта имеет тот недостаток, что не принимает в расчет нервных влияний. . .» (стр. 609 настоящей книги). Даже выдвигая фагоцитарную реакцию в качестве «primum movens» воспаления, Мечников все же признает, что «эта реакция выполняется то одними подвижными фагоцитами, то с содействием сосудистых фагоцитов или нервной системы» (стр. 642 настоящей книги). Не подлежит сомнению, что к вопросу о роли нервной системы в явлениях воспаления и иммунитета Мечников подходил с эволюционных, филогенетических позиций. Он полагал, что если у низших животных, не обладающих еще развитой центральной нервной системой, эти явления протекают на фоне лишь плазматической «клеточной» чувствительности, то на более высоких ступенях животного мира, с развитием высокоцентрализованной нервной системы, последняя все более и более вторгалась в осуществление воспалительных и иммунологических процессов.

Таким образом, Мечников подходил к решаемым им вопро-

---

* И. И. Мечников. Невосприимчивость в инфекционных болезнях, стр. 67.

сам не односторонне, некоторая же переоценка им значения явлений фагоцитоза в вопросах об иммунитете, о борьбе организма с инфекционными началами была вполне естественна. Это обычное явление, наблюдающееся у большинства творцов новых выдающихся теорий.

V

Несмотря на всю кажущуюся убедительность представления, что «доминантной» идеей научного творчества Мечникова является фагоцитоз, очевидно, что фагоцитарная теория является лишь плодом и венцом всех тех сравнительно-филогенетических исследований, которые последовательно толкали его творческую мысль. Но когда мы вспомним основные этапы, которые прошел в своих исследованиях Мечников, начиная от разработки учения о зародышевых листках, через проблему о происхождении пищеварительных функций и связанный с ней вопрос о происхождении многоклеточных, к созданию фагоцитарной теории,— то нам станет очевидным, что ведущей идеей Мечникова являлось эволюционное учение, дарвинизм.

Однако Мечников, познакомившийся с учением Дарвина с первых же шагов своей научной деятельности, сразу отнесся к нему не как к догме, подлежащей безоговорочному признанию, а со свойственным ему всегда критицизмом пытался творчески его воспринять и разрабатывать дальше. Вот почему дарвинистические представления Мечникова проделали значительную эволюцию от юношеской рецензии 1863 г. до тех самостоятельных вкладов в разработку проблем дарвинизма, которыми в сущности являются все основные его открытия и теории.

Это критическое, творческое отношение Мечникова к учению Дарвина принималось иногда как свидетельство его несогласия с дарвинизмом. Так, еще М. А. Антонович утверждал, что «И. Мечников, высоко ценя теорию Дарвина и признавая громадное влияние ее на развитие биологии, не принимает вполне теории Дарвина и не считает себя дарвинистом на том

основании, что новая теория не разрешила окончательно всех подлежащих ей вопросов и что в ней есть еще пункты, требующие дальнейшего исследования и фактического подтверждения...»* Однако теперь нам очевидно, что такое понимание подхода Мечникова к дарвинизму ошибочно. В свете идей разрабатывающегося у нас творческого дарвинизма мы совершенно иначе воспринимаем теперь критические высказывания Мечникова по отдельным вопросам дарвинизма. В них мы обнаруживаем многие подходы, во многом созвучные идеям творческого мичуринского дарвинизма. Как мы уже указывали, это созвучие обнаруживается уже в его юношеской рецензии 1863 г.

Мы считаем поэтому необходимым вкратце привести главные пункты критики, содержащейся в этой рецензии.

Во главу своих возражений Мечников ставит, как он выражается, «бездоказательство» многих очень важных положений Дарвина. Он упрекает Дарвина в перевесе теоретических рассуждений над конкретными фактами. Конечно, количество фактических данных по некоторым вопросам дарвинизма, например, число доказательств из области эмбриологии было в то время еще крайне недостаточным, но все же этот упрек Дарвину, теория которого одержала блестящую победу именно вследствие того, что она была прочно обоснована конкретными фактами, вряд ли можно считать правильным.

Второе, несравненно более важное возражение Мечникова направлено против применения так называемого «закона» Мальтуса к миру растений и животных. «Мы, наоборот, склонны думать, — пишет Мечников, — что стремление к быстрому размножению является следствием борьбы за существование, а не причиной ее, как полагает автор книги» (т. е. Дарвин). Вместе с тем Мечников указывает, что в природе нет того несоответствия между темпом размножения организмов (геометрическая прогрессия), и увеличением средств их существования

* М. А. Антонович. Чарльз Дарвин и его теория, СПб., 1896, стр. 240.

(арифметическая прогрессия), которое Мальтус якобы находит для человеческого общества. В мире животных все формы, как хищники, так и их добыча, т. е. пища, должны размножаться в общем в одной пропорции; таким образом, заявляет Мечников, диспропорции, на которой строит свой «закон» Мальтус для человека, не должно быть.

В-третьих, Мечников считает преувеличенными представления Дарвина о том, что борьба за существование совершается с тем большей силой, чем ближе стоят борющиеся организмы друг к другу по своей организации. Таким образом, Мечников считает, что главным двигателем отбора и изменения видов является не внутривидовая, а межвидовая борьба.

Далее, Мечников считает принцип быстрого вымирания переходных форм, которым Дарвин объясняет отсутствие таковых как между современными, так и ископаемыми видами, недоказанным и ошибочным. Однако со времени выхода в свет сочинения Дарвина палеонтологи установили очень большое количество рядов форм, переходящих из горизонта в горизонт и постепенно изменяющихся вплоть до перехода в новые виды.

Мечников считает кроме того неверным положение Дарвина о постоянном совершенствовании организации во время процесса эволюции в результате естественного отбора. Доказательство противного Мечников видит в единовременном существовании, с одной стороны, таких примитивных форм, как простейшие, с другой — таких высокоорганизованных, как млекопитающие и человек, а также многих вторично упрощенных форм, каково большинство паразитов.

Наконец, Мечников совершенно правильно подчеркивает то обстоятельство, что Дарвином обращено слишком недостаточное внимание на влияние условий внешней среды на изменение организмов.

Таким образом, рецензия не является наспех написанной статьей, но представляет собой плод серьезных размышлений ума, уже привыкшего к теоретизированию, как бы странным ни казалось встретить это в восемнадцатилетнем юноше. Но,

что особенно интересно, из рецензии вытекает, что по своему образу мыслей Мечников уже тогда был близок к нашему современному, мичуринскому творческому дарвинизму.

В дальнейшем своем научном развитии Мечников сразу же был вовлечен в разработку проблем сравнительной эмбриологии. Однако те подходы к закономерностям эмбрионального развития, которые намечены были уже Ч. Дарвином, а затем позволили в 1864 г. Фрицу Мюллеру сформулировать основные принципы биогенетического закона, связывали задачи, стоящие перед сравнительной эмбриологией, с эволюционным учением. Но Мечников, верный своему критицизму, и тут сначала хотел строго следовать фактам, не предрешая теоретических выводов. Ведь область эмбриональных закономерностей беспозвоночных тогда была совершенно не изучена. Он писал в 1869 г.: «Эмбриология в смысле науки, изучающей постепенное образование организма и обособление органов из общих зачатков, была главным образом обрабатываема специалистами по анатомии и физиологии человека (Ремак, Рейхерт, Бишоф, Келликер) и потому почти исключительно относилась к высшим животным».* К тому же в то время как А. О. Ковалевский и И. И. Мечников начали разрабатывать сравнительную эмбриологию беспозвоночных, в западной науке царила уверенность в том, что невозможно переносить закономерности, установленные на одном типе животных, на другие типы. Это были еще отзвуки антиэволюционной теории типов Кювье. Вот почему немецкие зоологи враждебно относились к распространению учения о зародышевых листках на беспозвоночных. Значительную поддержку получила эта точка зрения в 1864 г. в работе Вейсмана, тогда молодого ученого, выступившего с большим исследованием о развитии двукрылых насекомых (см. примечание 160). «Выводы Вейсмана являлись, таким образом, новой опорой мнению, которое в те времена было обще-

---

* И. И. Мечников. Современное состояние науки о развитии животных.— Журн. Мин. нар. просв., ч. 142, 1869, стр. 160.

принято, что каждый тип животных — позвоночные, мягкотелые, суставчатоногие и пр. — представляет особое, строго замкнутое целое и что поэтому нет никакой возможности проводить параллель между анатомическим устройством и историей развития представителей этих различных типов».* В такой обстановке первоочередной задачей именно эволюционной сравнительной эмбриологии было доказательство возможности «установления общего сродства между отдельными животными и в отыскании плана их организации».** Без переноса учения о зародышевых листках на беспозвоночных теряли почву и дальнейшие эволюционные выводы в области эмбриологии. Вот почему Мечников так осторожно отнесся на первых порах к биогенетическому закону. Ему представлялось преждевременным, без знания подробностей развития различных беспозвоночных животных, устанавливать «генеалогию» тех или иных видов. К тому же у него вызывает сомнения, совершается ли развитие всегда «столь правильно и постепенно», как это наблюдал Ф. Мюллер на ракообразных, служивших ему материалом для создания его обобщений. «Большинство животных не обнаруживает той постепенности в развитии, какую Ф. Мюллер описывает на ракообразных, и не представляет нам, следовательно, картины всего развития вида». *** Поэтому Мечников призывает к осторожности: «Я считаю очень основательным смотреть на историю развития отдельных индивидуумов как на сокращенную генеалогию вида, но только в тех немногих случаях, где развитие не представляет постоянных скачков; но не считаю законным построение гипотез, натягивающих всячески на генеалогическую связь между различными видами, которой невозможно доказать с помощью имеющихся в науке данных».****

* И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, стр. 22.

** И. И. Мечников. Современное состояние науки о развитии, стр. 161.

*** Там же, стр. 162—163.

**** Там же, стр. 163—164.

Естественно, что Мечников считал необходимым, прежде чем строить генеалогии, разработать «строго сравнительно-эмбриологическое направление». Достижения А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова в этом направлении и позволили в дальнейшем создать как им, так и многим другим исследователям важнейшие филогенетические построения. Однако при этом кое-кто из немецких ученых, заботившихся не столько о достоверности таких построений, сколько о собственном приоритете на них, поспешил использовать замечательные данные русских эмбриологов для провозглашения скороспелых теорий. Особенно «отличился» в этом смысле Э. Геккель. Провозгласив в 1866 г., на основании данных Ф. Мюллера, «основной биогенетический закон», Геккель стал лихорадочно создавать поспешные филогенетические схемы и построения. Мы уже говорили о его «теории гастреи» (1872—1874), созданной в значительной степени на основании работ А. О. Ковалевского (см. стр. 695—698). Мечников сразу же занял враждебную позицию к научным методам Геккеля. Уже в 1869 г. он писал: «...Геккель в своем систематическом обзоре организмов без разбора делает выводы и ничем не стесняется при установлении самых парадоксальных и скороспелых гипотез».* В дальнейшем Мечников уже на основании собственных исследований показал всю схематичность и необоснованность «теории гастреи». Созданная Мечниковым теория паренхимеллы привела его, как мы видели, к важнейшим филогенетическим обобщениям.

В 70-х годах Мечников обращается непосредственно к проблемам дарвинизма и пишет в связи с этим ряд теоретических статей: «Антропология и дарвинизм» (1875), «Очерк вопроса о происхождении видов» (1876), «Борьба за существование в обширном смысле» (1876) и некоторые другие.

В этих статьях, наряду с блестящим историко-теоретическим изложением учения Дарвина, мы находим, как всегда

---

* И. И. Мечников. Современное состояние науки о развитии, стр. 164

у Мечникова, целый ряд глубоких критических и принципиальных замечаний и обобщений. Наибольший интерес представляет анализ закономерностей борьбы за существование, даваемый Мечниковым в главе VIII «Очерка» 1876 г. и более подробно развитый в специальной статье о борьбе за существование. Этот анализ является развитием идей, намеченных им еще в юношеской рецензии 1863 г. Прежде всего Мечников дает превосходную классификацию форм борьбы за существование (см. стр. 146 настоящей книги и примечание 57). Самым важным в этой незаслуженно забытой классификации является то, что в ее основе лежит отказ от понимания борьбы за существование лишь как фактора внутривидовой активной борьбы и признание крайней важности межвидовых конкурентных взаимоотношений, а также взаимоотношений организма со средой. Уже такое широкое понимание форм борьбы за существование приводит Мечникова к выводу о невозможности сводить причины этой борьбы исключительно к перенаселению. Он пишет: «Ввиду того, что „борьба за существование", как оказывается, захватывает собою огромную сумму явлений, невозможно более ограничиваться признанием за усиленным размножением организмов единственного стимула этой борьбы».*

Далее Мечников показывает, что самое «понятие о перенаселении в высшей степени условно...»** На целом ряде примеров бурного размножения и распространения на ограниченных пространствах (изолированных островах, водоемах и т. д.) водорослей и некоторых животных Мечников доказывает, что в этих случаях «перенаселение» часто не приводит к ожесточенной борьбе и не служит фактором видообразования. Большинство организмов, захвативших подобные ограниченные пространства, характеризуется крайним однообразием видового состава и древностью его возникновения. Наконец, Мечников метко замечает, что и самое перенаселение в целом ряде

* «Борьба за существование в обширном смысле». Цит. по сб. «Сорок лет искания рационального мировоззрения». М., 1925, стр. 124.

** Там же, стр. 131.

случаев является не фактором, предшествующим борьбе за существование, а, наоборот, само является преимуществом в таковой. «Сам Дарвин приводит случаи, когда организмы одолевали в борьбе за существование исключительно ради усилившейся их плодовитости, следовательно, уже по этому одному на эту способность нельзя смотреть как на незыблемую и неизменную основу всего процесса борьбы».* На примерах повышенной плодовитости паразитов и мелких животных Мечников показывает, что все это «явления сравнительно позднего происхождения, явления, *вызванные* борьбою за существование и *удержанные* естественным подбором».** Таким образом, Мечников приходит к диалектическому выводу, который он называет «парадоксом»: «Если усиленная плодовитость есть именно то зло, из которого возникает борьба, то как же согласить это с тем, что та же усиленная плодовитость является одним из главных моментов победы в борьбе за существование?» (см. в нашем издании стр. 151). Мечников видит выход из этого «парадокса» в признании, что «усиленная плодовитость далеко не имеет столь важного значения в возбуждении борьбы, как это было предположено Дарвином, что в этом отношении несравненно бо̀льшую роль играет конкуренция и борьба разнородных форм» (стр. 152 настоящего издания). Являясь лишь стихийным диалектиком, Мечников не видит, что эти его вполне правильные утверждения вовсе не обязательно исключают возможность существования случаев противоположной роли плодовитости. Но это лишь показывает, что его критика роли перенаселения как фактора эволюции имеет гораздо более широкие основания. Но, как видим, от Мечникова не ускользнула другая, еще более важная диалектическая особенность борьбы за существование — «борьба разнородных форм». И в этом вопросе Мечников не соглашается Дарвином, придававшим, как известно, первенствующее

* «Борьба за существование в обширном смысле», стр. 124.
** Там же. Курсив наш.

значение конкуренции между наиболее близкими формами. Наоборот, Мечников утверждает, что для «естественного подбора недостаточно простого перенаселения *одной* формы, и необходима конкуренция по возможности большего количества *разнородных* существ, и что если и нельзя сказать, что естественный подбор вступил в свои права только с тех пор, когда на земле уже появились различные виды, то во всяком случае справедливо, что первобытные условия и бедность первобытного населения должны были неблагоприятно влиять на трансформизм путем естественного подбора» (стр. 150—151 настоящей книги, курсив наш). Таким образом, Мечников приходит к выводу, что важнейшую роль в борьбе за существование играет не перенаселение форм внутри вида, а наличие разнообразия видовых форм, т. е. он придает межвидовой борьбе ведущее значение. Все это поразительно созвучно нашим теперешним позициям мичуринского эволюционного учения.

Однако и в целом ряде других вопросов Мечников значительно опередил дарвинизм своего времени. Очень интересно обсуждение Мечниковым вопроса о том, что̀ дает преимущество в борьбе за существование. Хотя в этом вопросе он не полностью оригинален, но его характеристика «силы» вида, определяемой не внешними морфологическими и систематическими признаками, а такими внутренними и физиологическими признаками, как плодовитость, выносливость к переменам в температуре, солености воды и т. д., не потеряла своего значения и по сей день.

Мечникову очевидна ограниченность дарвиновского понимания изменчивости как постепенного и непрерывного процесса возникновения мелких изменений. Разобрав многочисленные примеры возникновения крупных и скачкообразных изменений вида, Мечников приходит к выводу, что наравне с происхождением видов путем накопления мелких отклонений возможно образование видов в результате «внезапного появления более или менее резких уклонений, способных фиксироваться как вследствие их собственной прочности, так

и под влиянием подбора» (стр. 142 настоящей книги). Как известно, в настоящее время академик Т. Д. Лысенко основное значение в видообразовании также придает скачкообразным изменениям (см. примечание 55).

Важно отметить, что и в вопросе о причинах наследственной изменчивости Мечников занимает позиции, близкие к мичуринскому учению. Так, уже при изложении взглядов Ламарка Мечников заявляет: «Высказанный им взгляд на значение *приспособления* животных к окружающим условиям и на роль *наследственности* в передаче приобретенных признаков признается всецело и ныне» (стр. 145 настоящей книги). В другом месте Мечников говорит: «Известно также, что путем наследственности могут быть передаваемы не только прирожденные свойства, но и приобретенные....» (стр. 91 настоящей книги).

Взгляды Мечникова в вопросах о причинах наследственной изменчивости сформировались еще до того, как Вейсман стал обосновывать свою фантастическую и идеалистическую «теорию зародышевой плазмы». Но и после этого Мечников встретил враждебно (1886) только что возникавшую «ядерную теорию наследственности» и подверг ее критике (см. стр. 313 настоящей книги и примечание 141). Еще позже, когда под влиянием идей Вейсмана реакционная биология стала на путь прямого отрицания наследования приобретенных признаков, Мечников все же считал, что по крайней мере у бактерий такое наследование имеет место. В 1901 г. он писал: «....у самых низших организмов, как бактерии и их родичи, наблюдается сохранение некоторых приобретенных признаков в бесконечном числе поколений».* Об этом же он писал в 1910 г., противопоставляя доводам Вейсмана факты, полученные на бактериях. «В то время, когда в науке об изменяемости видов происходили усиленные прения по этому вопросу, Пастером и его

* «Невосприимчивость в инфекционных болезнях», СПб., 1903, стр. 477.

сотрудниками, Ру и Шамберланом, был найден среди болезнетворных бактерий очень типичный пример наследственности приобретенных признаков. Палочка сибирской язвы, выращенная в необычной для нее среде, теряет свойство производить споры. Эта особенность передается по наследству в неограниченном числе поколений, которые — и это особенно существенно — могут быть выращиваемы и при совершенно нормальных условиях».*

О том, что Мечников склонен был придавать непосредственным влияниям условий существования значительную роль в видообразовании, свидетельствует и его сдержанное отношение к принципу дивергенции. Эта сдержанность определяется у Мечникова раньше всего фактами неэффективности перенаселения для дивергенции массово-размножающихся и густонаселенных видов. Приведя примеры крайне перенаселенных и скученных форм (ракообразные Artemia и Apus, эфемериды, саранча и другие), Мечников приходит к выводам, что у них часто не наблюдается никакого разнообразия в составе видов и разновидностей. Наоборот, виды, не отличающиеся массовостью, но распространенные на обширных и разнообразных территориях, характеризуются большим систематическим разнообразием. Он пишет: «Ни один из видов, которым свойственно такое скучение массами, не дает разновидностей, тогда как последние встречаются в роде, отличающемся несравненно меньшим количеством особей, в роде с очень обширным географическим распространением» (стр. 187 настоящей книги). Очевидно, что основную роль в этом играют различия в условиях существования, незначительные в первых случаях и весьма значительные — во вторых. Вот почему Мечников заявляет: «Вопрос о роли принципа расхождения признаков должен быть подвергнут подробному и тщательному разбору в указанном направлении» (там же).

* «Дарвинизм и медицина». Цит. по кн.: «О дарвинизме», М., 1943. стр. 217.

Исключительно интересен анализ Мечниковым вопроса о роли прогресса и регресса в органической эволюции. Этот вопрос в то время решался крайне вульгарно биологами и философами-«позитивистами» (Конт, Спенсер). Известную дань тому отдал и Мечников. Но в своих дарвинистических статьях Мечников в основном решал этот вопрос строго научно, на биологическом материале. Он превосходно показал всю условность понятия прогресса в свете учения о естественном отборе и подверг критике существование мнимого «закона совершенствования органических форм» (Бронн). Особенно подробно Мечников разбирает явления паразитизма для иллюстрации процессов регресса организации. Однако самое интересное в том, что помимо фактов прогресса и регресса, Мечников наиболее частым явлением при органической эволюции считает «случаи, где нет ни того, ни другого, где развитие совершается, так сказать, в одной плоскости, без повышения или понижения уровня „совершенства“» (стр. 211 настоящей книги). Такие формы развития Мечников относит к особому типу «консервативных видов».

Мечникову казалось, что развитие «консервативных видов» не может быть полностью объяснено при помощи естественного отбора. Однако А. Н. Северцов, которому удалось в своей морфобиологической теории эволюции развить те идеи о соотношении «прогресса», «регресса» и «консерватизма», которые наметил И. И. Мечников, блестяще показал, что они не только не противоречат дарвинизму, а являются дальнейшей его разработкой.

Таковы вкратце те основные идеи, которые мы находим в дарвинистических статьях Мечникова 70-х годов. Он в них выступает как замечательный и оригинальный продолжатель учения Дарвина. Но особенных успехов достигает Мечников в дальнейшей разработке дарвинизма в своих специальных научных исследованиях, где он показывает блестящие образцы применения учения о естественном отборе на конкретных явлениях биологической эволюции.

Самым выдающимся достижением Мечникова в этом направлении, как мы видели, бесспорно являются его исследования эволюции фагоцитарной функции в животном мире. Органически связанное с его сравнительно-эмбриологическими и филогенетическими исследованиями, учение о фагоцитозе получило свое завершение в классических «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» (1892).

В них Мечников прослеживает, как свойственная всем амебоидным клеточным элементам фагоцитарная функция из чисто пищеварительной постепенно эволюционирует в *защитную*, воспалительную функцию. «Воспаление появляется только в животном царстве и медленно развивается, начиная с существ, имеющих мезодерму. Вначале оно ничем не отличается от простого внутриклеточного пищеварения посредством подвижных мезодермических фагоцитов. Так, у губок пищеварительная и воспалительная функции еще соединены вместе. Но вслед за окончательным отделением энтодермы от мезодермы обе эти функции разделяются. Энтодерма функционирует исключительно как орган пищеварения, а мезодерма исполняет роль защиты против вредных деятелей, по возможности переваривая их» (стр. 573 настоящей книги).

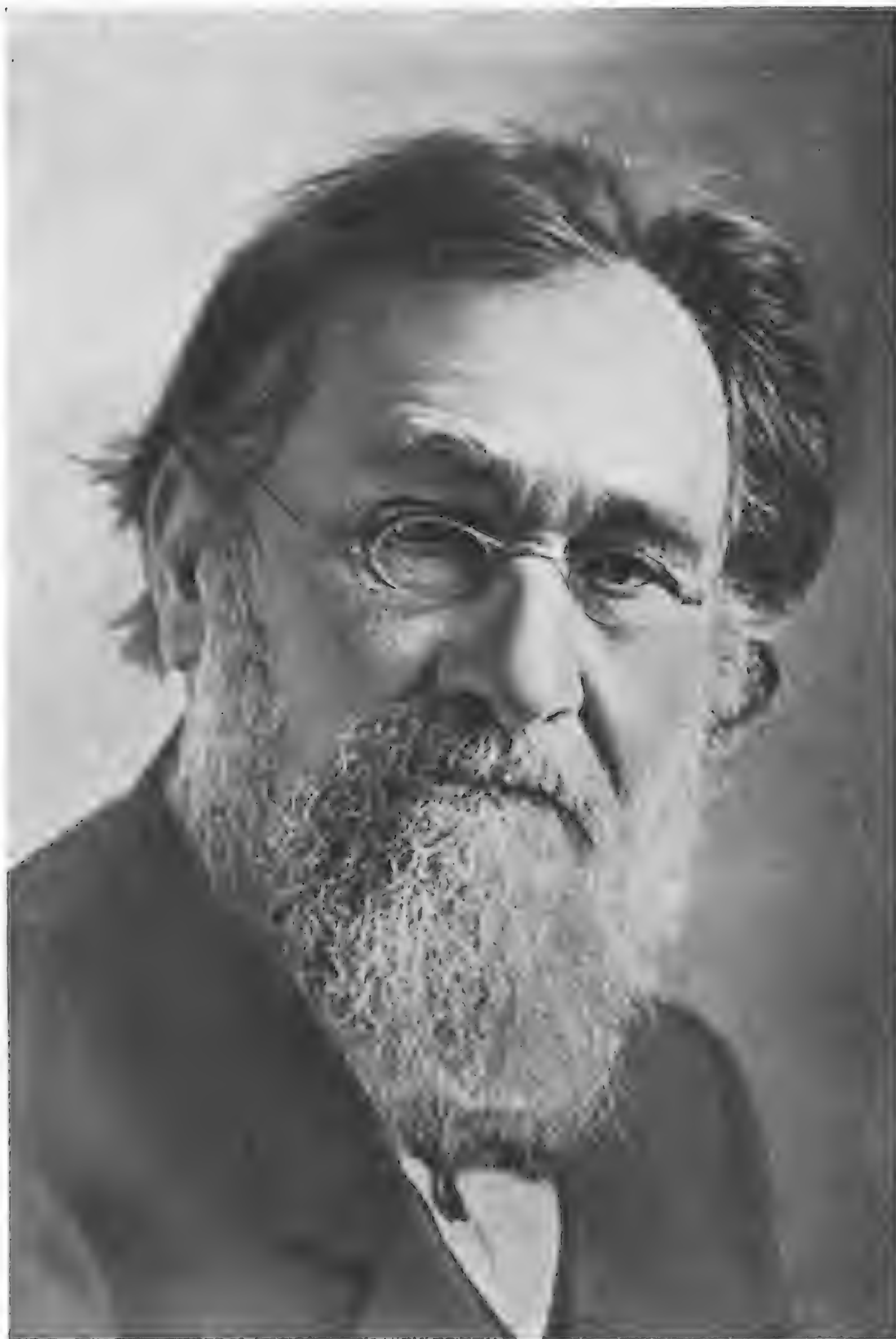
Именно этот филогенетический подход к проблеме позволил Мечникову блестяще раскрыть сущность воспаления у теплокровных животных, которое, казалось, является специфической, свойственной только им *патологической* реакцией и не имеет ничего общего с нормальными биологическими *приспособлениями* организмов. Мечников показал, что воспаление — не патологический процесс, а защитная, приспособительная реакция организма против внешних болезнетворных воздействий. Естественно, что эта защитная реакция могла выработаться только на основе сохранившихся у всех организмов элементов и функций. Такими первичными элементами являются амебоидные клетки, имеющиеся налицо у всех представителей животного мира; все они обладают способностью реагировать на внешние раздражения и поглощать инородные

тела. Эти элементы претерпевают эволюцию в соответствии с общей структурой и потребностями организмов.

Мечникова обвиняли в связи с его теорией в витализме и телеологизме. Однако он показал всю вздорность этих обвинений и доказал, что «вся эта теория основана на законе эволюции, по которой свойства, полезные организму, сохраняются естественным подбором, тогда как вредные постепенно уничтожаются». Мечников показал также, в полном соответствии с учением Дарвина, что фагоцитарная реакция не является абсолютно целесообразным приспособлением. «Именно потому, что защита фагоцитов развивается по закону естественного подбора, а не вследствие предначертанной заранее цели, вполне понятно, что бывают случаи, где фагоциты не исполняют своей роли, что угрожает организму большой опасностью и смертью»; «... воспалительные реакции вовсе не есть еще приспособление достигшее совершенства... Фагоцитный аппарат еще не достиг последней степени своего развития... Очень часто фагоциты удаляются от неприятеля или разрушают элементы организма, часть которого они сами составляют (как при склерозах)» (стр. 646, 647 настоящей книги).

В дальнейшей своей научной деятельности, хотя и протекавшей в основном в области проблем микробиологии и иммунологии, Мечников продолжал отстаивать позиции дарвинизма, пропагандируя и углубляя их в своих научных и научно-популярных работах. Так, он настойчиво проводил идею о борьбе микробных флор между собой и предлагал использовать ее для создания «культивированной» кишечной флоры, благоприятной для организма. Как известно, этот принцип антагонизма бактерий лежит в основе современной идеи об антибиотиках.

Своими трудами и открытиями Мечников значительно обогатил дарвинизм и бесспорно является одним из корифеев русской дарвинистической биологии.



И. И. МЕЧНИКОВ

(1912)

VI

Мечников пронес через всю свою жизнь безграничную веру в могущество науки, призванной улучшить и осмыслить человеческое существование.

В сущности, все свои воззрения Мечников подчинил задаче познания «человеческой природы» и путей к улучшению ее существования. Все учение о развитии, дарвинизм, Мечников хотел использовать в конечном итоге для решения этой задачи. Еще в 60-х и 70-х годах, обратившись к разработке проблем дарвинизма, Мечников преследовал те же цели. Недаром, вспоминая о впечатлении, вызванном в России появлением книги Дарвина, он писал: «Объединяя человека с животным миром общностью происхождения, Дарвин тем самым усилил надежду решить проблему человеческого бытия при помощи изучения законов, управляющих живыми существами».* И действительно, как мы знаем, в 60-х—70-х годах широкое распространение получили под видом «позитивизма» всевозможные «органические теории общества», «теории органического прогресса», в основе которых лежали попытки вульгарного переноса биологических закономерностей на социальные явления. Мечников бесспорно отдал дань увлечению этими попытками. Однако он пошел другим, своеобразным путем. Глубоко переживавший общественную несправедливость, окружавшую его в царской России, погруженный в пессимистические настроения, Мечников стал изучать «дисгармонии» человеческой жизни. Но эти дисгармонии Мечников искал не в социальных отношениях, а в биологическом развитии человека, которое наталкивается на препятствия в условиях человеческого общества. В своих статьях «Воспитание с антропологической точки зрения» (1871), «Возраст вступления в брак» (1872), «Очерк воззрений на человеческую природу» (1877) Мечников исследует эти «дисгармонии». Причину их он видит «в неравномерном развитии таких частей, „нормальное“ отправление которых должно составлять нечто гармонически целое».** Он приводит

* И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, стр. 16.
** «Сорок лет искания рационального мировоззрения», стр. 58.

в качестве примеров разрыв между временем появления полового инстинкта, половой зрелости и общей зрелости организма, а также брачного возраста. Целый ряд других «дисгармоний» Мечников установил позже. Анализируя причины подобных дисгармоний, Мечников не старается строго отмежевать явления чисто биологические от социально-обусловленных явлений. Если «дисгармонии» чисто биологического характера он правильно объясняет с дарвинистических позиций относительностью всякого органического прогресса, то в отношении таких социально-обусловленных «дисгармоний», как условия воспитания, возраст вступления в брак, выбор профессии и многие другие, Мечников совершал грубую ошибку, пытаясь объяснять их также с точки зрения учения о естественном отборе. Мечников полагал, что «дисгармонии» могут происходить «из основного разлада в человеческом организме, из разлада между данными природою свойствами и человеческим идеалом счастья». * При этом Мечников не видел, что «идеал счастья» никак не может быть заложен в человеческом организме, а всецело является продуктом общественных отношений. Наоборот, он заявляет, что «в человеческом мире сознание и воля являются факторами процесса подбора».**

Все это не могло не привести Мечникова к серьезнейшим ошибкам. Мы видели, как прекрасно проанализировал он принципы борьбы за существование. Но когда эти же принципы он стал прилагать к человеку и к социальным явлениям, он неминуемо вторгся в совершенно чуждую ему область.

В своей статье «Борьба за существование в обширном смысле» (1878) Мечников основное внимание уделяет «борьбе за существование в человеческом мире» и многочисленные явления чисто социального характера, как война, капиталистическая конкуренция, угнетение и порабощение колониальных народов и многие другие, истолковывает исключительно с этой точки зрения.

* «Сорок лет искания рационального мировоззрения», стр. 117.

** Там же, стр. 120.

И в то же время мы подчас встречаем у Мечникова, главным образом в позднейшие годы, трезвое понимание принципиального отличия социальных отношений от биологических закономерностей. Так, в 1897 г. Мечников заявляет, что «естественный подбор, дойдя до человека, преломляется как луч в призме. Это уже не он больше!»

Ошибочное понимание Мечниковым социальных отношений все же не помешало ему увидеть отрицательные черты капиталистического общества и быть непримиримым врагом царского деспотического режима. Он постоянно восставал против «крайности богатства и бедности», страдал от грубого «разрушения науки», которому она подвергалась при царском правительстве. Будучи патриотом, Мечников всегда боролся против этих проявлений деспотизма. Мечников верил в торжество правды и справедливости, в великое будущее России.

Однако Мечников никогда не мог до конца понять, откуда придут те силы, которые освободят страждущее человечество от его угнетателей. Он искал, как всегда, путей спасения только в науке. Он надеялся, что наука поможет исправить не только «дисгармонии» человеческой природы, но даже социальную несправедливость. Он уверял, что «одна наука способна противодействовать бедам, вытекающим из дисгармоний человеческой природы».*

Стремясь доказать это могущество науки, Мечников посвятил последние годы своей жизни раскрытию причин старости и смерти. Со свойственным ему блеском он и здесь выяснил многое в процессах старения и создал смелую теорию его причин. Разбор этой теории выходит за пределы задач, поставленных перед настоящим изданием.

Однако необходимо отметить, что Мечников не понимал, что его учение об «ортобиозе», о гармоничном развитии жизни не может быть осуществлено без уничтожения капиталистического строя, что только в социалистическом обществе будут

* «Этюды о природе человека», 1923, стр. 236.

созданы условия для преодоления «противоречия» между «человеческой природой» и «идеалом счастья».

VII

Еще один момент в творчестве Мечникова заслуживает особенного внимания. Мечников был горячим патриотом и всячески защищал интересы русской науки и приоритет русских ученых. Как известно, в отношении приоритета русским ученым приходилось сталкиваться с бесцеремонным отношением иностранных ученых к их работам в разных областях знания, в том числе и в биологии. Используя слабое знакомство иностранцев с трудным для них русским языком, зарубежные ученые нередко замалчивали открытия русских исследователей или даже принципиально игнорировали их, считая как бы несуществующими. Так, еще сравнительно недавно, лет пятнадцать назад, видный английский протистолог К. Добелл предложил, чтобы описания новых видов и родов, сделанные лишь на русском или японском языках, вообще не принимались во внимание, считались как бы несуществующими. Такое же отношение к русским работам не было редкостью и в XIX в., при Мечникове. Последний очень ревниво относился к этому вопросу и во многих местах своих трудов защищал отечественные интересы.

В «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» он отмечает, например, приоритет Перемежко и Кульчицкого, которые впервые доказали способность лейкоцитов размножаться при помощи кариокинетического деления.

В одной своей работе по эмбриологии медуз Мечников осуждает Геккеля за то, что тот не упоминает его статьи, вышедшей более чем за год до опубликования Геккелем труда, и с горечью отзывается о том малом внимании, какое уделяется заграничными учеными работам, напечатанным на русском языке. Вот что пишет по этому поводу Мечников: «Хотя Геккель в то время и знал о выпущенной мною совместно с моей женой работе и только нигде ее не цитировал (по принципу игнорирова-

ния русских и китайских работ о медузах), но он должен был бы это отметить в своем шестом добавлении, если бы хотел действовать научно». Особенно возмущался, однако, Илья Ильич не за себя, а в тех случаях, когда страдали научные интересы других русских биологов. Нам думается даже, что нескрываемая антипатия Мечникова к Геккелю вызывалась не только работами последнего по существу, но и тем, что именно Геккель особенно охотно использовал драгоценные труды ближайшего друга Ильи Ильича — А. О. Ковалевского, — да еще к тому же позволяя себе иногда свысока критиковать вдохновителя своих теоретических соображений. Мечников никогда не мог простить Геккелю этих поступков и при всяком удобном случае отмечал невольные и вольные погрешности и ошибки этого ученого.

Содействуя развитию русской науки своими личными исследованиями, Мечников, кроме того, создал большую школу среди русских врачей и биологов. Безредка, Гамалея, Горовиц-Власова, Диатроптов, Заболотный, Клодницкий, Омелянский, Савченко, Тарасевич, Чистович, Циклинская и многие десятки других крупных ученых вышли из этой школы и способствовали расцвету русской микробиологии и. медицины.

Нападая на самодержавный строй, бичуя пороки царского режима, не позволившего ему свободно работать в России и заставившего его провести вторую половину жизни в Париже, Мечников, однако, твердо верил в творческие силы русского народа, в его великую будущность и крайне высоко оценивал его моральный облик. «Усиленное искание правды в жизни, — писал он, — стремление согласовать поступки с основными теоретическими принципами составляет, как уже давно было замечено, одну из характернейших черт русского духа».

Глубоко веря в значение науки в жизни народа и в грядущие успехи русской науки, Мечников мечтал о том времени, когда наука займет ведущее место в общественной жизни его отечества. Эта мечта великого ученого и патриота осуществилась в нашу, Сталинскую эпоху.



ЛИТЕРАТУРА

ПЕРЕЧЕНЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ОБЩЕТЕОРЕТИЧЕСКИХ РАБОТ И. И. МЕЧНИКОВА

В настоящее время наиболее полными списками работ И. И. Мечникова являются указатели, составленные В. В. Хижняковым (1945; стеклографированное издание Центральной медицинской библиотеки), Г. Цейссом (1932) и Е. С. Чернышевой («Научное наследство», т. I, 1948, стр. 464—472). Однако все они не лишены пропусков и ошибок. Наиболее полный список Хижнякова страдает очень большим количеством ошибок в названиях работ, особенно иностранных, и в датировках некоторых из них, а также тем, что иногда оттиски и даже рефераты принимаются за особые работы. В указателе Чернышевой, в котором представлены только биологические работы, также допущен ряд серьезных ошибок. Так, в качестве первой работы Мечникова фигурирует статья, напечатанная им якобы в 1859 г. (т. е. когда Мечникову было 14 лет!) в каком-то фантастическом, не существующем журнале («Известия Моск. о-ва испыт. прир.»). В действительности это анонимный реферат, никакого отношения к Мечникову не имеющий и напечатанный в «Вестнике естественных наук». Под 1866 годом указаны в качестве 7 отдельных работ главы одной работы по эмбриологии насекомых. Работа 1870 г., написанная Мечниковым совместно с его первой женой Людмилой Мечниковой, приписана О. Н. Мечниковой. Значительное число работ в указателе Чернышевой вовсе отсутствует.

Помещенный ниже перечень содержит ряд статей, оставшихся неизвестными всем перечисленным составителям. Однако он является полным лишь по 1883 г. С 1884 г. нами приведены лишь работы чисто биологического или общетеоретического характера. Значительную путаницу вызывает наличие у Мечникова большого количества параллельных публикаций на русском и иностранных языках. Поэтому мы объединили, где это было бесспорно, тождественные публикации. При этом преимущество отдается русским вариантам статей, за исключением тех случаев, когда иностранный опубликован в более ранний год. Во всех этих случаях в квадратных скобках даны указания на публикации на другом

языке. Большие затруднения представляет датировка журнальных статей. Обычно тома научных журналов выходили выпусками и начало их выхода относится к одному году, а завершение — к следующему. Ввиду этого, часто работа, помещенная в ранних выпусках тома, фактически была опубликована не в год, проставленный на томе, а в предыдущий. Вот почему оттиски статей, преимущественно иностранных, обычно имеют более ранний год, чем годовой комплект журнала. Поэтому везде, где это оказывалось возможным установить, мы помещали работы под годом их фактического выхода. В случае расхождения с годом выхода всего тома мы указываем и этот год. Все работы расположены нами в хронологическом порядке как по годам, так и в пределах года, где это можно было установить.

1862

Некоторые факты из жизни инфузорий.— Вестн. естеств. наук, т. VII (1860), № 47—52, стлб. 1564—1569 [написана в ноябре 1862 г., фактически вышла в свет в 1865 г.].

1863

Несколько слов о современной теории происхождения видов [Рецензия на книгу Ч. Дарвина «Происхождение видов»; написана в феврале 1863 г., но не была опубликована. Публикуется впервые в настоящем издании].

Исследования о штиле вортицеллей.— Зап. Академии Наук, т. IV, кн. 1, стр. 45—50 [то же по-немецки: Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., стр. 180—186].

Описание нового вида из рода Diplogaster.— Зап. Академии Наук, т. IV, кн. 2, стр. 141—148 [то же по-немецки: Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., стр. 502—508].

О паразитизме у инфузорий.— Зап. Академии Наук, т. IV, кн. 2, стр. 149—151 [то же по-немецки: Ueber die Gattung Sphaerophrya.— Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1864, стр. 258—261].

1864

Новые заметки о штиле вортицеллин.— Зап. Академии Наук, т. V, кн. 2, стр. 192—202 [то же по-немецки: Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., стр. 290—302].

Ueber die Sinnesorgane einiger Annelliden. Amtlicher Bericht über die Versammlung deutscher Naturvorscher u. Aerzte zu Giessen, 1864, Sekt. Zool. u. vgl Anat., стр. 160—161, 1865.

1865

Zur Naturgeschichte der Rhabdocoellen.— Arch. Naturgesch., 1865, I, стр. 174—181.

Beiträge zur Kenntniss der Chaetopoden.— Z. wiss. Zool., т. XV, стр. 328—341.

Ueber einige wenig bekannte niedere Tierformen.— Z. wiss. Zool., т. XV, стр. 450—463.

Ueber die Entwickelung der Cecidomyienlarven aus dem Pseudovum.— Arch. Naturgesch., 1865, I, стр. 304—310.

Ueber die Entwicklung von Ascaris nigrovenosa.— Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., стр. 409—420 [то же по-русски: О развитии Ascaris nigrovenosa.— Натуралист, № 2—3, стр. 34—38].

Ueber die Entwicklung einiger niederen Thieren. Amtlicher Bericht über die 40 Versammlung deutscher Naturvorscher u. Aerzte zu Hannover, 1865, стр. 218—219, 1866.

1866

Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren (Vorläufige Mitteilung).— Z. wiss. Zool., т. XVI, стр. 128—132.

Zur Entwicklungsgeschichte von Myzostomum.— Z. wiss. Zool., т. XVI, стр. 236—243.

Заметки о новых наблюдениях Гартинга над самками угря.— Натуралист, № 1, стр. 4.

Apsilus lentiformis, ein Rädertier.— Z. wiss. Zool., т. XVI, стр. 346—355.

О развитии низших ракообразных в яйце.— Натуралист, № 5, стр. 65—72.

Embryologische Studien an Insecten.— Z. wiss. Zool., т. XVI, стр. 389—500. [Отдельный оттиск: Leipzig, VI + 112 стр., 17 табл.].

Исследования о двукрылых насекомых.— Зап. Академии Наук, т. X, кн. 1, 1867, стр. 78—82.

Очерк явлений превращения животных.— Натуралист, № 10—11, стр. 145—155.

Ueber Geodesmus bilineatus Nob. (Fasciola terrestris. O. Fr. Müller?), eine europäische Landplanarie.— Bull. Acad. imp. sc. St. Pétersbourg, т. IX, стр. 433—447.

Zur Geschichte der Lehre von der Entwicklung der Nematoden (Schreiben an Herrn Prof. E. du Bois-Reymond).— Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1866, стр. 144.

Entgegnung auf die Erwiderung des Herrn Prof. Leuckart in Giessen in Betreff der Frage über die Nematodenentwicklung. Göttingen, 23 стр.

Ueber eine Larve von Balanoglossus.— Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1866, стр. 592—595.

Zur vergleichenden Histologie der Niere.— Nachr. Univ. u. Gesellsch. Wiss. Göttingen, № 5, стр. 61—63.

1867

Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. I. Ueber Chätosoma und Rhabdogaster.— Z. wiss. Zool., т. XVII, стр. 539—544.

Zur Entwicklungsgeschichte der roten Blutkörperchen.— Virchow's Arch., т. XLI, стр. 523—525.

История эмбрионального развития Sepiola. Диссертация для получения степени магистра зоологии, СПб., 72 стр.

Рецензия на книгу А. Масловского «Курс истории развития животных».— Журн. Мин. нар. просв., ч. 134, стр. 690—703.

1868

История развития Nebalia. Сравнительно-эмбриологический очерк.— Зап. Академии Наук, т. XIII, кн. 1, прил. 1, 48 стр. [докторская диссертация Мечникова].

Об одном колониальном сколексе.— Тр. I съезда русск. естествоисп., 1867/68, отд. зоол., стр. 263—266.

Заметки о пелагической фауне Черного моря. Тр. I съезда русск. естествоисп., отд. зоол., стр. 267—270.

Исследования о развитии семенных тел у некоторых животных.— Тр. I съезда русск. естествоисп., отд. анат. и физиол., стр. 50—56.

Entwicklungsgeschichtliche Beiträge.— Bull. Acad. imp. sc. St. Pétersbourg, т. XIII, 1869, стр. 284—270.

E. Claparède u. Metschnikow. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden.— Z. wiss. Zool., т. XIX, 1869, стр. 163—205.

1869

Ueber ein Larvenstadium von Euphausia.— Z. wiss. Zool., т. XIX, стр. 479—481.

Ueber Tornaria.— Nachr. Univ. u. Ges. Wiss. Göttingen, № 5, стр. 287—292.

Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seetiere (I. Tornaria).— Z. wiss. Zool., т. XX, стр. 131—144.

Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов. Составлено по сочинению Эрнста Геккеля «Generelle Morphologie» под редакцией Ил. Мечникова, СПб., 175 стр.

Современное состояние науки о развитии животных.— Журн. Мин. нар. просв., ч. 142 (март), стр. 158—186.

Рецензия на книгу «Труды I съезда естествоиспытателей».— Отеч. зап., апрель, стр. 244—255 [подпись: М. И.].

Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen.— Mém. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XIV, № 8, 73 стр.

Успехи науки о развитии животных (за первую половину текущего года).— Журн. Мин. нар. просв., ч. 145 (октябрь), стр. 310—326.

1870

Embryologisches über Gyrodactylus. — Bull. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XIV, стр. 61—65.

Bemerkungen über Echinoderes.— Bull. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XIV, стр. 351—353.

Несколько зоологических исследований на Средиземном море летом 1869 г.— Журн. Мин. нар. просв., ч. 151 (октябрь), стр. 264—275

И. и Л. Мечниковы. Материалы к познанию сифонофор и медуз.— Изв. Моск. о-ва любит. естеств., т. VIII, вып. 1, стр. 295—370 [оттиск: 1871].

Embryologie des Scorpions.— Z. wiss. Zool., т. XXI, 1871, стр. 204—232 [оттиск: 1870].

1871

Успехи науки о развитии животных (за вторую половину 1869 и первую половину 1870 г.). — Журн. Мин. нар. просв., ч. 153 (январь), стр. 96—137.

Ueber die Metamorphose einiger Seetiere (II. Ueber Mitraria. III. Ueber Actinotrocha).— Z. wiss. zool., т. XXI, стр. 233—251.

Воспитание с антропологической точки зрения.— Вестн. Европы, кн. 1, стр. 205—232.

Ueber den Naupliuszustand von Euphausia.— Z. wiss. Zool., т. XXI, стр. 397—401.

Entwicklungsgeschichte des Chelifers.— Z. wiss. Zool., т. XXI, стр. 513—525.

Задачи современной биологии (Герберт Спенсер. Основания биологии).— Вестн. Европы, кн 4, стр. 742—770.

Позвоночная теория черепа. Речь, составленная для прочтения на торжественном акте Новороссийского университета 30 августа 1871 г.— Зап. Новоросс. ун-та, т. VII, стр. 1—20.

Отчет о командировке с ученой целью за границу в 1870 г., Зап Новоросс. ун-та, т. VII, стр. 175—189.

Ueber die Entwicklung einiger Cölenteraten.— Bull. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XV, стр. 95—100.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Tiere. Vorläufige Mitteilung.— Bull. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XV, стр. 502—509.

1872

Экскурсия на острове Тенерифе.— Вестн. Европы, кн. 5, стр. 254—295.

Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien.— Z. wiss. Zool., т. XX, стр. 339—347.

Отчет о пребывании на Мадейре.— Изв. О-ва любит. естеств., т. X, 1874, вып. 1, стр. 7—9.

1873

Zur Embryologie der Myriapoden. Bull. Acad. sc. St. Pétersbourg, т. XVIII, стр. 231—233.

Vorläufige Mitteilungen über die Embryologie der Polydesmiden.— Bull. Acad. sc. Pétersbourg, т. XVIII, стр. 233—235.

Мадейра. Воспоминания и заметки.— Вестн. Европы, кн. 9, стр. 212—239.

Заметка по поводу отчета о третьем присуждении Бэровской премии.— Газ. «Голос», 6/X, № 246.

Metschnikoff u. Setschenow. Zur Lehre über die Vaguswirkung auf das Herz.— Cbl. med. Wiss., № 11, стр. 168.

1874

Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Z. wiss. Zool., т. XXIV, стр. 1—14.

Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren.— Z. wiss. Zool., т. XXIV, стр. 15—83.

Возраст вступления в брак. Антропологический очерк.— Вестн. Европы, кн. 1, стр. 232—283.

Общий очерк паразитической жизни.— Природа, кн. 2, стр. 33—82.

Embryolcgie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognata).— Z. wiss. Zool., т. XXIV, стр. 253—283.

Общий естественно-исторический очерк Мадейры.— Природа, кн. 3, стр. 9—38.

Ueber die Beschaffenheit der Augenlieder bei Mongolen u. Kaukasiern. Z. Ethnol., т. VI, стр. 153—160.

1875

Embryologisches über Geophylus.— Z. wiss. Zool., т. XXV, стр. 313—322.
Антропология и дарвинизм — Вестн. Европы, кн. 1, стр. 159—195.

1876

Очерк вопроса о происхождении видов.— Вестн. Европы, кн. 3, стр. 68—134; кн. 4, стр. 715—747; кн. 5, стр. 117—149; кн. 7, стр. 158—197; кн. 8, стр. 567—606.
Антропологический очерк калмыков как представителей монгольской расы.— Изв. любит. естеств., т. XX; Тр. Антропол. отд., т. II, вып. 1, прилож., стр. 205—209.
Beiträge zur Morphologie der Spongien.— Z. wiss. Zool., т. XXVII, стр. 277—286.
Исследование о превращении аксолотов.—Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. IV, вып. 1, стр. 119—124.

1877

Исследования о губках.—Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. IV, вып. 2, стр. 1—10.
О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий.—Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. V, вып. 1, стр. 1—12 [то же по-немецки: Zool. Anz., 1878, т. I, стр. 387—394].
Исследования о развитии планарий.— Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. V, вып. 1, стр. 13—16.
Очерк воззрений на человеческую природу.— Вестн. Европы, кн. 4, стр. 537—560.
Рецензия на книгу А. П. Герда «Учебник зоологии».— Семья и школа № 12, стр. 606—612.

1878

Борьба за существование в обширном смысле.— Вестн. Европы, кн. 7, стр. 9—47; кн. 8, стр. 437—483.

1879

Spongiologische Studien.—Z. wiss. Zool., т. XXXII, стр. 349—387.
Болезни личинок хлебного жука, Одесса, 32 стр.
Материалы к учению о вредных насекомых Юга России. Личинка Anisoplia.— Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. VI, вып. 2, стр. 1—10.
Предисловие и перевод книги: Топинар. Антропология, Одесса.

1880

Zur Lehre über Insektenkrankheiten. Zool. Anz., т. III, стр. 44—47.

Мюскардина хлебного жука.— Земледельческая газета, № 25, стр. 407—438.

Замечания на сочинение Линдемана о хлебном жуке.— Сельск. хоз. и лесов., ч. 134 (июнь), стр. 231—249.

Ueber die intracelluläre Verdauung bei Cölenteraten.— Zool. Anz., т. III, стр. 261—263.

Отчет о заграничной командировке в 1879/80 г.— Зап. Новоросс. ун-та, т. XXXI, стр. 283—292.

1881

Ueber die systematische Stellung von Balanoglossus.— Zool. Anz., т. IV, стр. 139—143, 153—157.

Untersuchungen über Orthonectiden.— Z. wiss. Zool., т. XXXV, стр. 282—303.

1882

Vergleichend-embryologische Studien. 1. Entodermbildung bei Geryoniden. 2. Über einige Stadien der Cunina.— Z. wiss. Zool., т. XXXVI, стр. 434—444.

Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen.— Z. wiss. Zool., т. XXXVII, стр. 286—313.

Zur Lehre über die intrazelluläre Verdauung niederer Tiere.— Zool. Anz., т. V, стр. 310—316.

1883

Die Embryologie von Planaria polychroa.— Z. wiss. Zool., т. XXXVIII, стр. 331—354.

Исследования о мезодермных фагоцитах некоторых позвоночных животных.— Русская медицина, № 1, стр. 9—17 [то же по-немецки: Biol. Cbl., т. III, стр. 560—563].

Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren.— Arb. Zool. Inst. zu Wien, т. V, вып. 2, 1884, стр. 141—168 [оттиск: 1883; то же по-русски: Исследования о внутриклеточном пищеварении у беспозвоночных.— Русская медицина, 1884, № 3, стр. 59—61; № 4, стр. 83—84; № 5, стр. 107—110; № 6, стр. 131—132].

Вступительное слово председателя съезда. Прот. VII съезда естествоисп., прилож. 1, стр. 1—6 [перепечатано в книге: Сорок лет искания рационального мировоззрения, 1913].

О целебных силах организма. Прот. VII съезда естествоисп , прилож. 7, стр. 1—14 [перепечатано в книге: Сорок лет искания рационального мировоззрения, 1913].

1884*

Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien. Beitrag zur Lehre über den Kampf der Phagocyten gegen Krankheitserreger. Virchow's Arch., т. XCVI, стр. 177—195.

Embryologische Mitteilungen über Echinodermen.— Zool. Anz., т. VII, стр. 43—47 и 62—65.

1885

Vergleichend-embryologische Studien. 4. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. 5. Ueber die Bildung der Wanderzellen bei Asterien und Echinidien.— Z. wiss. Zool., т. XLII, стр. 648—673.

Zur Streitfrage über Erytropsis agilis.— Zool. Anz., т. VIII, стр. 433—434.

1886

Medusologische Mitteilungen.— Arb. Zool. Inst. Wien, т. VI, вып. 2, стр. 237—266.

Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe, Wien, IV + 159 стр. и атлас рисунков.

Паразитные болезни и внутриклеточное пищеварение.— Русское богатство, № 7, стр. 83—105.

1888

Pasteuria ramosa, un représentant des bactéries à division longitudinale.— Ann. Inst. Pasteur, т. II, стр. 165—170.

1889

Recherches sur la digestion intracellulaire.— Ann. Inst. Pasteur, т. III, стр. 25—29.

Contribution à l'étude du pléomorphisme des bactéries.— Ann. Inst. Pasteur, т. III, стр. 61—63.

Note sur le pléomorphisme des bactéries.— Ann. Inst. Pasteur, т. III, стр. 265—267.

* Начиная с этого года, приводятся лишь работы биологического и общетеоретического характера.

1891

Закон жизни. По поводу некоторых произведений гр. Л. Толстого.— Вестн. Европы, кн. 9, стр. 228—260.

1892

Лекции о сравнительной патологии воспаления, читанные в апреле и мае 1891 г. в Пастеровском институте, СПб., VIII+162 стр. [то же по-французски: «Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation», Paris, 239 стр.].

Борьба за существование частей животного организма.— «Помощь голодающим. Научно-литературный сборник». М., стр. 321—326 [то же по-французски: Revue scient., т. L, стр. 321—326].

La phagocytose musculaire. Contribution à l'étude de l'inflammation parenchymateuse. I. Atrophie de muscles pendant la transformation des batraciens.— Ann. Inst. Pasteur, т. VI, стр. 1—20.

Reponse à la critique de m. Bataillon au sujet de l'atrophie musculaire de tétards.— C. R. Soc. biol., т. IV.

1897

Revue de quelques travaux sur la dégénérescence sénile.— Année biol., т. III, стр. 249—267.

1899

Современное состояние вопроса о старческой атрофии.— Русск. арх. пат., т. VII, вып. 2, стр. 210—225.

Etudes sur la resorption des cellules.— Ann. Inst. Pasteur, т. XIII, стр. 737—769 [то же по-русски: Рассасывание клеток. Арх. вет. наук, 1900, кн. 5, отд. II, стр. 254—269; кн. 6, отд. II, стр. 277—294].

1901

Флора нашего тела.— Вестн. воспит., № 5, стр. 1—34 [то же по-французски: Mém. a. Proc. Manchester lit. a. phil. Soc., т. XIV, стр. 1—38].

Etudes biologiques sur la vieillesse. 1 mémoire. Sur le blanchiment des cheveux et des poils.— Ann. Inst. Pasteur, т. XV, стр. 865—879.

1902

Etudes biologiques sur la vieillesse. 2 mémoire. Recherches sur la vieillesse des perroquets (en collabor. avec les d-s Mesnil et Weinberg).— Ann. Inst. Pasteur, т. XVI, стр 912—917.

Александр Онуфриевич Ковалевский (Очерк из истории науки в России).— Вестн. Европы, кн. 12, стр. 772—799 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 14—44].

1903

Этюды о природе человека, М., 218 стр. [2 изд. 1905; 3 изд. 1908; 4 изд. 1913; 5 изд. 1917; то же по-французски: Paris, 405 стр.].

1904

Из истории животных обществ.— Научное слово, кн. 2, стр. 5—18 [то же по-французски: Revue philom. Bordeaux, № 4; то же по-немецки: Ostwald's Ann. Naturphil., т. III, стр. 324—338].

Рудименты человеческой психики в некоторых физиологических и психологических актах.— Мир божий, № 11, стр. 1—17 [то же по-французски: Bull. Inst. psych., № 3, стр. 204—253].

La vieillesse, Paris, 36 стр. [то же по-русски: Что такое старость. Перев. с франц., СПб., 1905, 32 стр.]

1905

Комментарии к оптимистической философии. Этюд о естественной смерти.— Научное слово, № 5, стр. 5—15; № 6, стр. 5—11; № 7, стр. 5—13.

1907

Этюды оптимизма, М., VI + 284 стр. 2 изд. 1909; 3 изд. 1913; 4 изд. 1917 [то же по-французски: Essais optimistes. Paris, 438 стр.].

1908

Мое пребывание в Мессине.— Русск. вед., 31/XII, № 302 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 70—76].

1909

О целебных силах организма.— Вестн. Европы, кн. 10, стр. 441—468.

Чествование Дарвина в Кэмбридже.— Русское слово, 1/VII, № 149 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 121—127].

Les fêtes en l'honneur de Darwin à Cambridge.— Revue scient., т. XLVII, стр. 545—548 [русский перевод в книге: О дарвинизме, М., 1943, стр 220—227].

Рассказ о том, как и почему я поселился за границей.— Русск. вед., № 239 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 77—86].

Мученики науки.— Новое слово, № 7, стр. 20—23 [то же по-французски: «Je sais tout», t. 5. стр. 457—460].

1910

Миросозерцание и медицина.—Вестн. Европы, № 1, стр. 217—235 [перепечатано в книге: Сорок лет искания рационального мировоззрения, 1913; то же по-немецки: Deutsche revue, т. I, стр. 56—70].

Дарвинизм и медицина.— Сб. «Памяти Дарвина», М., стр. 112—117 [перепечатапо в книге: О дарвинизме, 1943, стр. 214—219].

О Н. И. Пирогове.—Русское слово, 13/XI, № 262 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 65—66].

Воспоминания о Роберте Кохе.— Русск. вед., 25/V, № 118.

1912

Борьба со старческим перерождением. Письмо в редакцию.— Русск. вед., № 130.

День у Толстого в Ясной Поляне.— Русское слово, 30/IX, № 225 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 128—141].

Бактерии.—Нов. энц. словарь, т. 4, стб. 775—792 [год издания ориентировочный].

1913

Сорок лет искания рационального мировоззрения, М., 291 стр. [2 изд. 1914].

Белые кровяные шарики.—Нов. энц. словарь, т. 9, стб. 9—14 [год издания ориентировочный].

1914

К истории биологии в России за истекающее пятидесятилетие.—Русск. вед., 1/I, № 1 (приложение) [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 6—13].

Долговечность.—Нов. энц. словарь, т. 16, стб. 547—558 [год издания ориентировочный].

1915

La mort du papillon du murier, un chapître de tanatologie.— Ann. Inst. Pasteur, т. XXIX, стр. 477—496.

Воспоминания о Сеченове (к истории науки в России).— Вестн. Европы, кн. 5, стр. 68—85 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 45—64].

Памяти Н. А. Умова.— Русское слово, 4/II, № 27 [перепечатано в книге: Страницы воспоминаний, 1946, стр. 67—69].
Основатели современной медицины. Пастер — Листер — Кох. М., 136 стр.
Отношение между долголетием и длиною толстых кишек.—Природа, № 12, стр. 1497—1504.
Causerie à l'occasion de son Jubilé.— Ann. Inst. Pasteur, т. XXIX, стр. 364—368 [то же по-русски: Речь (на заседании, посвященном семидесятилетию И. И. Мечникова).— Природа, 1916, № 7—8, стр. 906—910].

1916

Этюд о половой функции. Из неоконченной книги.— Русск. вед., 1917, 1/I, № 1 [то же по-французски: Mercure de France, 1917, № 451, стр. 412—418].

Советские издания сочинений И. И. Мечникова

Лекции о сравнительной патологии воспаления, М., 1923, 168 стр.; 1947, 200 стр.
Сорок лет искания рационального мировоззрения, М., 1925, 280 стр.
Этюды о природе человека, М., 1923, 238 стр. и 1925, 238 стр.
Основатели современной медицины. Пастер — Листер — Кох. М., 1925.
О дарвинизме. Сборник статей. Под редакцией академика В. Л. Комарова и проф. Р. И. Белкина, М., 1943, 242 стр.
Страницы воспоминаний. Сборник автобиографических статей. Редакция и примечания А. Е. Гайсиновича, М., 1946, 279 стр.
Очерк современного состояния вопроса о воспалении, М., 1946, 28 стр.
Невосприимчивость в инфекционных болезнях, 1947, 700 стр.
Современное состояние вопроса об иммунитете в инфекционных болезнях.— «Научное наследство», т. I, 1948, стр. 520—541.

ЛИТЕРАТУРА ОБ И. И. МЕЧНИКОВЕ

Общие очерки жизни и деятельности

Беляев С. Илья Ильич Мечников (К 100-летию со дня рождения), М., 1945, 72 стр.
Гремяцкий М. А. Илья Ильич Мечников. Его жизнь и работа, М., 1945, 127 стр.
Зильбер Л. А. Мечников и его учение (К столетию со дня рождения), М., 1945, 28 стр.
Карлик Л. Н. Мечников. 1845—1916, М., 1946, 120 стр.

Мечникова О. Н. Жизнь Ильи Ильича Мечникова, М., 1926, 222 стр.
Октябрьский В. Илья Ильич Мечников.— Журн. «Октябрь», 1945, кн. 5—6, стр. 184—244.
Омелянский В. Л. И. И. Мечников, его жизнь и труды.— Журн. микробиол., 1917, т. IV, стр. 1—46.
Острянин Д. Ф. Мировоззрение Ильи Ильича Мечникова, Харьков, 1948, 191 стр.
Розенблюм А. Ілля Мечніков, Харків, 1920, 100 стр.
Ханисов Г. А. И. И. Мечников, его жизнь и научная деятельность, М., 1939, 110 стр.
Чистович Н. Я. И. И. Мечников, Берлин, 1928, 81 стр.
Zeiss H. Elias Metschnikow. Leben und Werk. Übersetzt und bearbeitet nach der von O. Metschnikowa geschriebenen Biographie..., Jena, 1932, 196 стр.

Научная деятельность

Анучин Д. Н. Мечников и его антропологические статьи.— Русск. антропол. журнал., т. XX, 1916, стр. 129—138.
Безредка А. М. История одной идеи. Творчество Мечникова. С предисловием автора к русскому изданию. Перевод А. Л. Ясной, под ред. В. М. Когана, Харьков, 1926, 104 стр.
Гайсинович А. Е. Первые научные интересы И. И. Мечникова.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., 1946, Отд. биол., т. LI, стр. 89—94.
Догель В. А. Корифеи русской эмбриологии, Л., 1948. 24 стр.
Жуков-Вережников Н. Н. Илья Ильич Мечников и биологические основы иммунологии.— Усп. совр. биологии, 1944, т. XVIII, стр. 93—104.
Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. Вып. 1, Л., 1945 [стр. 11—15, 68—73 и другие].
Заленский В. В. Илья Ильич Мечников. Некролог.— Изв. АН, 1916, стр. 1713—1730.
Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949 (стр. 12—21, 233—245 и другие).
Зенкевич Л. А. Мечников как биолог-эволюционист.— Усп. совр. биол., т. XX, 1945, стр. 20—26.
Зильбер Л. А. И. И. Мечников и учение об иммунитете.— «Научное наследство», т. I, 1948, стр. 482—519.
Кулагин Н. М. И. И. Мечников как зоолог.— Природа, 1915, стр. 703—706.
Ливанов Н. А. Илья Ильич Мечников как зоолог.— Сб. «Памяти Ильи Ильича Мечникова», Казань, 1918, стр. 17—32.

Мелких А. А. И. И. Мечников. Введение в научное изучение старости и кишечная флора.— Там же, стр. 51—68.

Мошковский Ш. Д. Проблемы паразитологии в творчестве И. И. Мечникова в связи с учением его об иммунитете.— Мед. паразитол., т. XIV, 1945, стр. 3—14.

Нагорный А. В. И. И. Мечников и проблема удлинения жизни. — Уч. зап. Харьк. ун-та, т. XIX, 1940, стр. 145—156.

Нагорный А. В. И. И. Мечников и макробиотика.—Сб. «И. И. Мечников. Памяти великого русского ученого», Харьков, 1947, стр. 100—122.

Некрасов А. Д. А. О. Ковалевский и И. И. Мечников как основатели эволюционной сравнительной эмбриологии.— Тр. совещ. по ист. естеств., М., 1948, стр. 310—318.

Никитин В. Н. Внутриклеточное пищеварение и фагоцитарная теория И. И. Мечникова.—Сб. «Мечников», Харьков, 1947, стр. 89—99.

Новиков П. А. И. И. Мечников как зоолог.— «Научное наследство», т. I, 1948, стр. 427—472.

Поляков И. М. И. И. Мечников и проблемы дарвинизма. Сб. «И. И. Мечников», Харьков, 1947, стр. 29—64.

Семенов-Тян-Шанский А. Памяти Ильи Ильича Мечникова.— Русск. энтомол. обозр., т. XVI, 1916, стр. 399—404.

Сиротинин Н. Н. Мечников — основатель фагоцитарной теории.— Усп. совр. биол., т. XVIII, 1944, стр. 340—351.

Скороходов Л. Я. Материалы по истории медицинской микробиологии в дореволюционной России, М., 1948, стр. 135—161.

Тимирязев К. А. Мечников — борец за научное мировоззрение.— Соч., т. IX, 1939, стр. 176—183.

Третьяков Д. К. Мечніков як зоолог.— Сб. «До сторіччя з дня народження Ілли Ілліча Мечнікова», Київ, 1946, стр. 8—15.

Уманский Э. Е. И. И. Мечников — зоолог и эмбриолог. Сб. «И. И. Мечников. », Харьков, 1947, стр. 65—77.

Холодковский Н. А. Мечников как зоолог и значение его зоологических работ для медицины.— Изв. Военно.-мед. акад., 1917, т. XXXIV, стр. 1—8.

Bulloch W. The history of bacteriology, London, 1938.

Dawydow C. Traité d'embryologie comparée des Invertébrés, Paris, 1928.



ПРИМЕЧАНИЯ*

ОЧЕРК ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ВИДОВ

[1] «Очерк вопроса о происхождении видов» впервые опубликован в «Вестнике Европы» за 1876 г. в 5 номерах: № 3 (март), стр. 68—134 (главы I—IV); № 4 (апрель), стр. 715—747 (главы V—VI); № 5 (май), стр. 117—149 (главы VII—VIII); № 7 (июль), стр. 158—197 (глава IX); № 8 (август), стр. 567—606 (главы X—XI). В дальнейшем Мечниковым «Очерк» никогда не перепечатывался и снова был опубликован лишь в 1943 г. в сборнике статей И. И. Мечникова «О дарвинизме» (Изд. АН СССР). Так как рукопись «Очерка», повидимому, не сохранилась, текст нами воспроизводится по изданию 1876 г., с сохранением особенностей в транскрипции имен, терминов и некоторых стилистических приемов. Исправления сделаны лишь в отношении явных опечаток, а также географических наименований (см. еще об этом стр. 676). *9*.

[2] Хотя в дальнейшем тексте под этой своеобразной транскрипцией фигурирует сподвижник Ч. Дарвина А. Р. Уоллес, здесь Мечников имеет в виду, повидимому, ученого XVII в. Томаса Уиллиса (1621—1675), одного из основоположников анатомии и физиологии головного мозга. *10*.

[3] Как раз Рэй (по Мечникову—Рай) отнесся с недоверием к старым утверждениям о возможности превращения кукурузы в пшеницу, ячменя в овес, одного вида мяты в другой. Но он допускал возможность образования на цветной капусте семян обыкновенной капусты, из одного вида первоцвета (Primula veris major) — другого (Primula pratensis inodora) и т. д. Во всех этих случаях Рэй или утверждал, что это может произойти в очень близких видах, или даже подвергал сомнению видовую самостоятельность «превратившихся» или «выродившихся» форм. Так, все цветовые вариации тех или иных растений,

---

* Цифра, стоящая *в конце* каждого примечания, указывает страницу, к которой оно относится.

так же как и домашних животных, он вполне резонно рассматривал как относящиеся к одному виду. Он даже полагал, что подобные вариации передаются у растений не через семена, а только путем отводок. Таким образом, его интересовал «критерий» видов, сотворение которых он не подвергал сомнению. Само собой разумеется, что фантастические представления XVII и XVIII веков об искусственном превращении видов не имеют никакого отношения к современным мичуринским методам экспериментального получения новых видов (см. примечание 55). *11.*

[4] Мечников имеет, очевидно, в виду сочинения Бонне «Размышления об органических телах» (Considérations sur les corps organisés, Amsterdam, 1762, т. I—II) и «Созерцание природы» (Contemplation de la nature, Amsterdam, 1764—1765, т. I—II). Но они являются совершенно самостоятельными произведениями, а не «кратким» и «полным» изданием одного «трактата о природе». *12.*

[5] Под «немецким Платоном» Бонне подразумевает Лейбница, которому и принадлежит выражение «природа не делает скачков» (Natura non facit saltum). *13.*

[6] Мечников имеет в виду следующую книгу: I. Victor Carus. Geschichte der Zoologie bis auf Joh. Müller und Charl. Darwin. München, 1872. *14.*

[7] «Минералы растут, растения растут и живут, животные растут, живут и движутся». *17.*

[8] Вопрос об эволюции воззрений Линнея уже издавна привлекает внимание историков науки. Нередко представляют креационизм Линнея в скупых и непререкаемых мертвых формулах его лаконичных определений. Однако при более детальном и внимательном изучении трудов Линнея обнаруживается очень большое число высказываний его по всем решительно вопросам изменчивости видов. При этом они имеются не только в таких позднейших сочинениях Линнея, как «Роды растений» (1763), но и в последующих изданиях «Системы природы» (например, в 12-м) и даже в «Философии ботаники» (1751), основном «катехизисе» линнеевского креационизма. Поэтому приверженность к креационизму последователей Линнея вряд ли объясняется тем, что им остались неизвестными эти высказывания и даже некоторые его сочинения. Дело вовсе не в этом, а в том, что Линней видел во всех изменениях, вызванных, как он полагал, «случайной причиной», лишь временные внутривидовые отличия, исчезающие, как только исчезнут внешние причины, их вызвавшие, и не передающиеся путем размножения. Так, уже в «Философии ботаники» Линней утверждает: «Разновидностей — столько, сколько может быть произведено разнящихся между собой растений из семени одного и того же вида. Разновидность — растение, измененное случайной причиной: климатом, почвой, зноем, ветра-

ми и вновь возвращающееся к прежнему строению с переменой почвы» (§ 158). Не удивительно поэтому, что эти изменения нисколько не колебали в представлениях Линнея учения о постоянстве видов. Линней готов считать их вообще не представляющими интереса для ученого: «Разновидности могут быть исключены из сферы гербарного дела, тем не менее хозяева ценят крупные и курчавые разновидности, садоводы — махровые и яркоокрашенные, врачи — отличающиеся вкусом и запахом» (§ 158). Для Линнея, как и для многих других его предшественников (например Рэя, см. примечание 3) и последователей, основным в критерии вида являлась его наследственная неизменность при размножении, и, таким образом, для опровержения этих взглядов необходимо было доказать наследуемость изменений, вызванных внешними воздействиями. До тех пор пока Линней был уверен в невозможности передачи признаков разновидностей потомству при половом размножении, его не смущали никакие случаи изменений видов. Однако ряд случаев изменений, «передающихся через семена», стал известен и Линнею. Особенно поразило его «превращение» льнянки в «пелорию», т. е. появление у льнянок с несимметричными (зигоморфными) цветами формы с симметрическими (пелорическими) цветами. Уже в 1744 г. ученик Линнея Д. Рудберг посвящает «пелории» специальную диссертацию. Причины появления «пелории» были неизвестны Линнею и его современникам, и поэтому естественным было мнение, что она возникла в результате гибридизации льнянки с другим неизвестным видом, ибо «если бы это изменение было вызвано местом, климатом или питанием, на одном стебле можно было бы встретить цветы, одни в большей, другие в меньшей степени соответствовавшие строению цветов льнянки». Вот почему значительно сложнее был для Линнея вопрос о возникновении новых форм при гибридизации, так как в этом случае уже никак нельзя было отрицать связь их с процессом размножения. Гибридизацию растений Линней сам изучал, и как раз в его время растительные гибриды описывались все чаще и чаще; поэтому Линней в конце концов готов был признать возможность появления новых разновидностей и даже видов путем гибридизации. Однако это не мешало ему оставаться на креационистских позициях. В конце концов Линней не настаивал на том, какие систематические единицы были сотворены изначально. В «Родах растений» (1763) Линней допускает, что сотворены были лишь основные порядки организмов, из их комбинаций созданы были роды, а роды уже «смешала *природа*, отчего возникло столько видов одного рода, сколько их существует теперь». Наконец, «эти виды смешал *случай*, отчего возникает столько разновидностей, сколько их обыкновенно встречается». Таким образом, не следует придавать решающего значения для общей оценки взглядов Линнея тем его высказываниям, где он в той или иной форме допускает изменения видов. *18*.

[9] Мечников приводит мнение Палласа из его «Мемуара об изменяемости животных» (Mémoire sur la variation des animaux.— Acta Acad. Sc. Petrop., 1780, p. II, 69—102), подробно излагаемого далее (см. стр. 25—28). *19.*

[10] Мечников цитирует здесь и далее Бюффона по одному из позднейших изданий «Естественной истории», вышедшему в 1799—1805 гг. (an VII—XIII) под редакцией Сонини (C. S. Sonini) в 64 томах. Упоминаемая Мечниковым глава, посвященная сравнению животных и растений, в первом издании «Естественной истории» Бюффона находится во II томе ее, вышедшем в 1749 г. («Histoire générale des animaux»). Приводимую им цитату см. в этом издании на стр. 9—10. *20.*

[11] Человеку Бюффон отводит специальный раздел («Естественная история человека») во II и III томах своей «Естественной истории», предшествующий дальнейшему изложению «Естественной истории четвероногих» и следующей далее «Естественной истории птиц». *20.*

[12] Трактат Бюффона «О вырождении животных» относится к более позднему периоду его жизни и опубликован был в XIV томе «Естественной истории», вышедшем в 1766 г. Обычно считают, что в этом трактате Бюффон наиболее определенно занял трансформистские позиции, от которых он снова отошел в позднейшие годы. Эти колебания во взглядах Бюффона некоторые историки объясняют боязнью осуждения со стороны церкви, которая действительно заставила уже Бюффона однажды (в 1751 г.) отречься от своей теории образования земли и вообще «от всего, что может противоречить сказанию Моисея» (см. еще примечание 13). *20.*

[13] Точка зрения И. Жоффруа Сент-Илера на эволюцию взглядов Бюффона получила в дальнейшем широкое распространение. Так, к ней присоединился Катрфаж (1861, 1870, 1892), установивший для Бюффона период (1761—1766 гг.), когда он придерживался трансформистских взглядов и после которого вернулся к воззрению об ограниченной изменчивости видов. К этой точке зрения присоединились Осборн (1894, 1929) и большинство современных историков. Однако позже Жиар (1904) выступил с противоположной точкой зрения, близкой к высказываемой Мечниковым. Жиар считает, что Бюффон всегда был трансформистом, но вынужден был быть очень осторожным и противоречивым в своих высказываниях из-за боязни преследований со стороны богословов. И действительно, как мы уже указывали (примечание 12), его «Теория земли» (1749) вызвала резкое осуждение богословского факультета Сорбоннского университета. В своих письмах Бюффон недвусмысленно намекает на неискренность своих покаяний. Все это заставляет новейших историков [Ростана (1932), Гюено (1941)] скептически относиться к резкому разграничению «трех периодов» во взглядах Бюффона. Интересно, что Ростан, оценивая ту же цитату 1778 г. (из «Эпох природы»), приводимую

Мечниковым, приходит к весьма близким выводам: «в действительности мы не думаем, что здесь имеется подлинный поворот во взглядах Бюффона и что эта выдержка из „Эпох“ противоречит главе о „Вырождении“» (J. Rostand. L'évolution des éspèces, Paris, 1932, стр. 55). И далее Ростан аргументирует это свое утверждение сходно с Мечниковым. *25.*

[14] Судя по позднейшим данным, на указываемом Мечниковым пространстве на самом деле распространен не один вид байбаков, а несколько различных их видов. *25.*

[15] Тонкое противопоставление представлений об «идеальном плане» учению о кровном родстве, которое дает Мечников на примере идеи Палласа о «дереве» органического мира и неоднократно повторяет в дальнейшем, интересно сопоставить с новейшей попыткой Б. Е. Райкова доказать эволюционный характер этого построения Палласа. Б. Е. Райков утверждает, что «Паллас дает систему организованных тел природы в виде древа — первый образчик древовидной схемы, очень напоминающий в общих чертах родословное древо в „Антропогении“ Геккеля (1874)... древо Палласа есть несомненно филогенетическое построение...» («Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина», М., 1947, т. I, стр. 44). Мы уже указывали на ошибочность этих утверждений Б. Е. Райкова («Советская книга», 1947, № 5, стр. 24). *28.*

[16] Бюффон сам поручил разработку раздела «Естественной истории», посвященного рыбам и рептилиям, Ласепеду. «Естественная история рыб» Ласепеда вышла в трех томах (1798—1805) уже после смерти Бюффона. Мечников ограничивается в дальнейшем первой главой этого сочинения, не упоминая о весьма важном «Рассуждении о долговечности видов», предпосланном II тому сочинения Ласепеда. *31.*

[17] Новейшие исследователи, изучавшие взгляды Мопертюи, подтверждают характеристику, данную Гисом, и высоко ставят его идеи, во многих отношениях превосходящие взгляды ученых XVIII в. Мопертюи одним из первых, еще до Вольфа, возвратился к позициям эпигенеза и выдвинул раньше Бюффона теорию органических частиц, собирающихся из всех частей тела для образования зародыша (идея пангенеза). Он изучал явления наследственности на примере наследования цвета кожи у человека (потомство негра и белой женщины), полидактилии, производил скрещивания собак, кошек, попугаев и кур. Свои идеи по вопросам размножения Мопертюи в основном изложил в книге «Физическая Венера, или физическая диссертация по поводу белого негра» (вышедшей в 1744 г. анонимно, а в дальнейшем переиздававшейся под именем автора); в тексте Мечникова был ошибочно указан 1846 г. вместо 1746 г., поэтому мы сочли необходимым исправить дату. На основании своих взглядов и наблюдений Мопертюи делает далеко идущие выводы об изменчивости видов. Эти

выводы он последовательно излагает и развивает в дальнейших сочинениях: «Опыт космологии» (1750), «Система природы» (1754) и других. Исходя из попытки объяснения образования уродств и наследственных отклонений, Мопертюи стремится показать процесс возникновения новых видов: «Нельзя ли объяснить этим, как от двух единичных индивидуумов может последовать размножение совершенно несходных видов? Не обязаны ли они своим первым возникновением некоторым случайным образованиям, при которых основные части их не сохранили того порядка, которым они обладали в отцовском и материнском животных; любая степень ошибки могла бы дать новый вид и в силу повторных уклонений могло бы наступить то бесконечное разнообразие животных, которое мы наблюдаем теперь и которое, быть может, со временем умножится; но ему, возможно, течение времени приносит неуловимые приращения». Так, из случайных отклонений происходят, по Мопертюи, и породы домашних животных: «Мы видим появление пород собак, голубей, канареек, не существовавших ранее в природе. Сначала это были случайные индивидуумы; искусство и размножение сделали из них виды». Мопертюи допускает, что причиной появления таких «случайных отклонений» могли быть климат и пища, обнаруживающие свое действие и после длинного ряда веков. Он даже предлагает проверить наследование отклонений экспериментально («безусловно достойно внимания философов проверить, не передадутся ли известные искусственные особенности животных после ряда поколений животным, родившимся от них. Не уменьшатся или даже не уничтожатся ли в конце концов хвосты или уши, обрезаемые из поколения в поколение»). Однако основное значение он придает изменениям, происходящим в семенных жидкостях. Мопертюи предусмотрел и то возражение, что случайные изменения нарушают «соответствие различных частей животных их потребностям». Он выдвигает принцип, весьма сходный с дарвиновским принципом отбора: «Нельзя ли утверждать, что, так как среди случайных сочетаний в образованиях природы могли быть и такие, у которых обнаруживаются известные подходящие соотношения, могущие сохраниться,— не является удивительным, что это соответствие имеется у всех ныне существующих видов. Скажут, что случай образовал неисчислимое множество индивидуумов; небольшое число их оказалось построенным таким образом, что части животного могли удовлетворить его потребностям; в бесконечно большей части их не было ни соответствия, ни порядка; все эти последние погибли... Единственно сохранившиеся это те, в которых обнаруживался порядок и соответствие, и эти ныне наблюдаемые виды представляют самую малую часть того, что слепая судьба могла произвести». Таковы вкратце поразительные воззрения Мопертюи, которые не могли, конечно, быть достойно оценены его современниками. *31.*

[18] Взгляды Эразма Дарвина были значительно более разносторонними. В своих произведениях Э. Дарвин нарисовал смелую картину развития органического мира в течение миллионов лет, от самозарождения в море сократительных волоконец до человека. Все организмы обнаруживают аналогию в строении, объясняющуюся в конечном итоге именно тем, что в основе их общего происхождения и развития лежит все то же живое волоконце. Самый процесс изменения организмов определяется, по Э. Дарвину, целым рядом причин: влияниями перемен в климате и передачей по наследству всех изменений, в том числе происшедших в результате упражнения органов, повреждений, а также стремления организмов к приспособлению к условиям жизни. Таким образом, Э. Дарвин предвосхитил во многом идеи Ламарка. Но и многие воззрения его внука Ч. Дарвина имеются в зачатке у Э. Дарвина. Так, ему понятен принцип искусственного отбора, к которому прибегает человек для усовершенствования пород домашних животных и сортов культурных растений. Э. Дарвин рисует картины всеобщей борьбы за жизнь, царящей в природе. Чрезвычайно интересны мысли Э. Дарвина о происхождении человека. Он утверждает, что человек мог возникнуть путем случайного изменения у обезьяны мышц руки, позволяющего противопоставить пальцы друг другу; в дальнейшем труд укрепил эти мышцы, а наследственность закрепила эти изменения. Своеобразное место в теориях Э. Дарвина занимает принцип подражания, которому следуют животные, и особенно человек, в своем стремлении к изменениям. Не удивительно, что Э. Дарвин уже разгадал явления покровительственной окраски и мимикрии. Свои воззрения Э. Дарвин развил во многочисленных произведениях, часть которых написана в виде поэм (см. особенно имеющуюся на русском языке поэму «Храм природы», Журн. Мин. нар. просв., 1911). *32*.

[19] Мечников подходит к Робинэ с точки зрения чисто биологических представлений и поэтому не дает философской оценки его. Между тем Робинэ также относится к представителям той «философской школы прошлого столетия» (см. у Мечникова далее), что и излагаемый далее Гольбах. *34*.

[20] Мечников не совсем удачно характеризует здесь понимание Ламарком роли внешних условий в изменении организмов, заявляя, что он не приписывает им «никакого существенного влияния». Ламарк придает огромное значение воздействиям внешней среды, но в отношении животных это влияние не является непосредственной причиной изменения «формы и организации» их, а вызывает сначала изменение «привычек»; в отношении же растений Ламарк признавал в полной мере непосредственное влияние среды, чего вовсе не указывает Мечников. Ламарк пишет: «В растениях, у которых нет никаких действий (следовательно, нет и *при-*

вычек в собственном смысле этого слова), крупные перемены во внешних обстоятельствах приводят к не менее значительной разнице в развитии их частей, так что это развитие обусловливает собой как появление и развитие одних частей, так и ослабление и исчезновение других. Но здесь все происходит на почве случайных изменений в питании растения, в процессах поглощения и выделения, в обычно получаемом количестве тепла, света, воздуха и влаги; наконец, в преимуществе, которое могут получить известные жизненные движения над другими» («Философия зоологии», т. I, М., 1937, стр. 178). Мечников далее (стр. 42—43) говорит о растениях, но почему-то указывает лишь на эти довольно туманные у Ламарка «усиления некоторых жизненных движений». *41.*

[21] Непонятно, почему Мечников приписывает Ламарку допущение принципа конвергенции в происхождении копытных. Мечников, повидимому, неправильно истолковал примитивную генеалогическую схему Ламарка (см. в русском издании «Философии зоологии», т. I, М., 1937, стр. 289). Ламарк совершенно недвусмысленно пишет: «Наземные млекопитающие ведут свое первоначальное происхождение от водных млекопитающих... Последние, усвоив с течением времени разные привычки, *распались на три отдельные ветви*, из которых одна привела к китообразным, другая — к копытным и третья — к коготным» (там же, стр. 286, курсив наш). Некоторый намек на конвергентное развитие имеется у Ламарка в отношении ластоногих («амфибий», как он их называет) и китообразных. Ламарк пишет о них: «Единственно действие воды, могущее затруднить движение слишком длинных конечностей с твердой основой внутри, придало последним их настоящий вид; что, следовательно, данные животные обязаны своей *общей формой* влиянию своей среды» (там же, стр. 121, курсив наш). Но это к копытным отношения не имеет, и к тому же, поскольку Ламарк полагал, что китообразные произошли непосредственно от ластоногих, их сходство само собой вытекает из столь близкого родства и не представляет случая конвергенции, т. е. схождения филогенетически давно разошедшихся групп (например, рыб и дельфинов). Быть может, Мечников более расширительно толкует термин «конвергенция». Во всяком случае, никто из писавших о Ламарке не приписывает ему допущения принципа конвергенции в происхождении больших групп животных. *43.*

[22] Таким образом, в то время, когда писал Мечников, т. е. в 70-х годах, никто не сомневался в принципе наследования приобретенных признаков, столь настойчиво выдвинутом Ламарком. Лишь последующее отрицательное влияние идей Вейсмана (80—90-е годы) и его последователей — вейсманистов — привело к отказу буржуазной биологии от принципа наследования приобретенных признаков. Ныне у нас в стране мичуринское направление в биологии полностью восстановило в правах этот

принцип. «Известные положения ламаркизма, которыми признается актив ная роль условий внешней среды в формировании живого тела и наследственность приобретаемых свойств, в противоположность метафизике неодарвинизма (вейсманизма), отнюдь не порочны, а наоборот, совершенно верны и вполне научны» (Т. Д. Лысенко. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, М., 1948, стр.14). *45*.

[23] Мечников характеризует Жоффруа Сент-Илера «более научным в своих приемах исследователем» с «несравненно большей осторожностью». Но все же и у Жоффруа Сент-Илера можно обнаружить беспочвенные и фантастические сопоставления и гипотезы. Такова, например, его гипотеза об уменьшении в земной атмосфере кислорода, что вызывает якобы нарастающие затруднения в дыхании животных. В результате этого возникают «либо счастливые, либо гибельные изменения, которые распространяются и влияют на всю остальную экономию животного». Вредные изменения погибают, а изменения, соответствующие новым условиям, сохраняются. Таким образом, здесь у Жоффруа налицо известный селекционный принцип. Однако подобные изменения происходят, по Жоффруа, внезапно, «не путем нечувствительных изменений». Так произошли птицы из пресмыкающихся: «достаточно было случая, возможного и малозначительного по своему происхождению, но неисчислимого значения в смысле своих последствий, случая, происшедшего с каким-либо пресмыкающимся, которого я даже не могу пытаться охарактеризовать, чтобы во всех частях тела развились признаки типа птиц». Вряд ли можно подобные рассуждения считать «более научными» и «более осторожными» по сравнению с Ламарком. *46*.

[24] Спор между Кювье и Жоффруа возник в связи с конкретной работой молодых натуралистов Мейранкса и Лорансэ, пытавшихся доказать, в соответствии с идеями Жоффруа, сходство в плане строения головоногих моллюсков с позвоночными. Кювье резко возражал против подобного сравнения, находя его ненаучным, и настаивал на необходимости держаться в сравнительной анатомии в пределах отдельных типов животных. Как известно, в оценке фактов Кювье был прав. Но, как увидим далее в изложении Мечникова, родоначальницей трансформизма все же должна считаться натурфилософская морфология Жоффруа, а не узко-эмпирическое направление Кювье. *49*.

[25] «Новой Голландией» во времена Кювье называли Австралию. *50*.

[26] Мечников цитирует, очевидно, книгу И. Жоффруа Сент-Илера. Поэтому можно предположить, что отнесение сноски к цитате из Дезэя является ошибкой или опечаткой. За это говорит и указание не на конкретную страницу книги, а на раздел, где излагаются собственные взгляды И. Жоффруа Сент-Илера. *52*.

[27] Превосходная характеристика Гете, даваемая Мечниковым, совершенно правильно отвергает тенденцию, которая проявлялась у немецких биологов и особенно, у Геккеля, — считать великого немецкого поэта сознательным и последовательным эволюционистом, чуть ли не первым и важнейшим предшественником Дарвина. Геккель впервые выступил с подобной точкой зрения в своей «Естественной истории миротворения» (Natürliche Schöpfungsgeschichte, 1-е изд. 1868, 5-е изд. 1874). В дальнейшем он настойчиво развивал ее (см. особенно «Die Naturanschauung von Darwin, Göthe und Lamarck», Jena, 1882). В своих получивших широкое распространение «Мировых загадках» (1899) Геккель пишет: «Прежде всех к ясному пониманию внутренней связи всех органических форм и к твердому убеждению в общности их естественного происхождения пришел величайший немецкий поэт и мыслитель Вольфганг Гете... он в силу этого может считаться величайшим предтечей Дарвина и Ламарка...» («Мировые загадки», М., 1922, стр. 75). Еще до последнего времени можно было встретить даже в нашей печати некритическое следование в этом и других исторических вопросах за Геккелем. Насколько глубже и исторически правильнее излагает историю эволюционных идей Мечников в своей полузабытой работе, написанной 70 лет назад. *59.*

[28] Слово «Dégénération», применяемое рядом французских и немецких биологов начала XIX в., правильнее всего следует понимать и переводить как «перерождение», чем снимается и толкование его в современном понимании, т. е. как «вырождение». *60.*

[29] Напомним в связи с этим известное высказывание Ф. Энгельса об Окене, которого он вообще высоко ставил: «У *Окена*... можно заметить бессмыслицу, получившуюся от дуализма между естествознанием и философией. Окен открывает умозрительным путем протоплазму и клетку, но никому не приходит в голову рассмотреть этот вопрос естественнонаучным образом — *мышление* должно решить его! А когда протоплазма и клетка были открыты, то Окен был всеми забыт!» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 409). Что же касается непонимания Океном работы Пандера, то следует учесть, что он был не одинок в этом отношении, и даже Бэр признается, что он с трудом воспринял работу Пандера; да и сам автор плохо представлял характер наблюдавшихся им явлений. (См. К. Бэр. История развития животных, Л., 1950, стр. 412.) *63.*

[30] Как видим, здесь и далее Мечников, при всей его приверженности к «индуктивному методу», столь прославлявшемуся в ту эпоху расцвета «позитивизма», всегда признает положительное значение «дедуктивного направления» (ср. также начало «Очерка», стр. 9). В этом смысле Мечников весьма близок к следующему высказыванию Энгельса: «Гораздо легче с тупоумной посредственностью à la Карл Фогт бранить старую

натурфилософию, чем оценить ее историческое значение. В ней много нелепостей и сумасбродства, однако не больше, чем в современных нефилософских теориях эмпирических естествоиспытателей; а рядом с этим она содержит и много серьезного и разумного, как это стали признавать со времени распространения теории развития» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 9). *63.*

[31] Позвоночной теории черепа Мечников посвятил специальную работу, которую он доложил в виде актовой речи в Новороссийском университете в 1871 г. Она опубликована в «Записках Новороссийского университета» (т. VII, 1871). *65.*

[32] Приводимый Бэром в кавычках «закон» принадлежит И. Ф. Меккелю-младшему (1811, 1821). Формулировка его дана Бэром по-латыни, так как она упоминается в его латинской диссертации: «Dissertatio de fossilibus mammalium reliqiis». Regiomontani (Königsberg), 1823, стр. 38 (местонахождение цитаты любезно нам сообщено Б. Е. Райковым). *66.*

[33] Прекрасное изложение взглядов Бэра, даваемое Мечниковым, не устарело и поныне, спустя 70 лет. Его следует принять во внимание тем историкам науки, которые на основании случайно подобранных фраз или неопубликованных высказываний Бэра пытаются во что бы то ни стало превратить его в настоящего трансформиста. *71.*

[34] Это тонкое замечание Мечникова об априоризме и бездоказательности ошибочных общенаучных положений, неизбежно допускаемых некоторыми «строго индуктивными» естествоиспытателями, поразительно близко подходит к известным высказываниям Ф. Энгельса о естествоиспытателях, которые «оказываются в плену у философии, но, к сожалению, по большей части — самой скверной; и вот люди, особенно усердно бранящие философию, становятся рабами самых скверных вульгаризированных остатков самых скверных философских систем» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 415). *75.*

[35] Настоящее примечание является примером той непримиримой критики, которой Мечников во многих своих трудах подвергал легкомысленное отношение к научным фактам, допускавшееся Геккелем в его сочинениях. В этом отношении Мечников был постоянным обличителем Геккеля в его неумышленных, а иногда и умышленных отступлениях от истины (см. подробнее в нашей статье, стр. 695, 712, 724—725). *76*

[36] Слова «предполагавшееся развитие улиток внутри голотурий» имеют в виду известную ошибку Иоганна Мюллера, который нашел в полости тела голотурий паразитического брюхоногого моллюска Entoconcha mirabilis и принял стадии его развития за развитие самой голотурии. *81.*

[37] Нами опущен предшествующий абзац, посвященный вопросам, не имеющим прямого отношения к последующему изложению взглядов

некоторых непосредственных предшественников теории Дарвина в Англии. *82.*

[38] Мечникову еще не было известно, что автором анонимного сочинения «Следы творения» был Роберт Чемберс (1802—1871). Об этом было объявлено издателем книги лишь в 1884 г. Книга Чемберса издана и в русском переводе под заглавием «Естественная история мироздания», М., 1863. *82.*

[39] Очевидно, здесь опечатка: вместо «геологического» следует читать «географического». *84.*

[40] Мечникову тогда еще не могло быть известно о существовании еще более раннего варианта очерка теории Дарвина. Его обнаружил сын Ч. Дарвина Френсис в 1896 г. Этот действительно первый очерк теории Дарвина был им написан в 1842 г. Но еще ранее, в июле 1837 г., Дарвин «начал первую записную книжку о „трансмутации видов"». Мечников пишет, что «Очерк 1844 г.» появился в печати «одновременно с первым эскизом Уэллеса». На самом деле в «Журнале Линнеевского общества» от 1 июля 1858 г. появился лишь небольшой отрывок из «Очерка 1844 г.», а именно извлечение из одной главы его, посвященной принципу естественного отбора. Полностью «Очерк 1844 г.» появился впервые лишь в 1909 г. (к столетнему юбилею рождения Ч. Дарвина и пятидесятилетию опубликования «Происхождения видов») вместе с «Очерком 1842 г.». Все эти последовательные редакции теории Дарвина имеются и в русском переводе (Ч. Дарвин. Соч., изд. АН СССР, 1939, т. III; см. в этом же томе статью А. Д. Некрасова, подробно излагающую историю создания Ч. Дарвином своей теории). *89.*

[41] См. примечание 22. *91.*

[42] Мечников, следуя за Дарвином, говорит о «законе Мальтуса», как о чем-то достоверном, заявляя, что он «приложим не к одному человеку, но и ко всему животному и растительному миру». Как известно, Маркс и Энгельс резко критиковали мнимую истинность «закона Мальтуса» в человеческом обществе и протестовали против переноса его «из общества в область живой природы».

Однако и Мечников далее, в главе VIII, специально посвященной рассмотрению вопроса о борьбе за существование, а несколько позже и в особой статье об этом же («Борьба за существование в обширном смысле». — «Вестник Европы», 1878, № 7 и 8; перепечатана в книге «Сорок лет искания рационального мировоззрения», 1925, стр. 120—186) вносит ряд ограничений в положение Дарвина о перенаселении как о всеобщем явлении и обязательной предпосылке борьбы за существование. Приведя ряд примеров, Мечников заявляет: «Для объяснения всеобщности и распространения борьбы за существование вовсе нет надобности прибегать к принятию перенаселения всего земного шара и думать, чтобы

всегда борьба вызывалась крайностью, нуждою в „куске насущного хлеба". Можно положительно утверждать, что во многих местах земли (например, на океанских островах) число живого населения далеко еще не дошло до избытка, что, однакоже, не мешает самым многочисленным и разнообразным проявлениям борьбы» («Сорок лет искания рационального мировоззрения», М., 1925, стр. 126; см. также стр. 124 и 131. См. еще примечания 58, 59).

В настоящее время советские дарвинисты не признают перенаселение необходимой предпосылкой борьбы за существование и вытекающего из нее естественного отбора. Особенно настойчиво выступил против теории перенаселения Дарвина академик Т. Д. Лысенко. «Для прогрессивно мыслящего дарвиниста должно быть ясным, что реакционная мальтузианская схема хотя и была принята Дарвином, но она в корне противоречит материалистическому началу его собственного учения. Нетрудно подметить, что сам Дарвин, будучи великим натуралистом, положившим начало научной биологии, сделавшим эпоху в науке, не мог удовлетвориться принятой им схемой Мальтуса, которая на самом деле в корне противоречит явлениям живой природы» (Т. Д. Лысенко. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, М., 1948, стр. 9). *94.*

[43] Как известно, в самое последнее время (1945, 1946) академик Т. Д. Лысенко выступил с отрицанием существования внутривидовой борьбы и, следовательно, ее роли в видообразовании («Естественный отбор и внутривидовая конкуренция».— Газ. «Соц. земледелие», 1945, № 3—6, а также «Агробиология», 1946, № 2). Т. Д. Лысенко полагает, что «ныне совершенно недопустимо принимать ошибочные стороны дарвиновской теории, основанные на мальтузианской схеме перенаселения с якобы вытекающей отсюда внутривидовой борьбой» (Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, стр. 9). Т. Д. Лысенко натолкнуло на пересмотр этого вопроса рассмотрение ряда практических вопросов агробиологии: «Стимулом для постановки вопроса глубокой теории — проблемы вида, вопроса о внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях особей — для меня была и остается не простая любознательность, не просто любовь к голому теоретизированию. К необходимости взяться за эти теоретические вопросы привела и приводит меня работа над решением сугубо практических задач. Для правильного понимания внутривидовых и межвидовых взаимоотношений особей потребовалось ясное представление о качественных отличиях внутривидового и межвидового разнообразия форм. В связи с этим по-новому предстала возможность решения таких практически важных вопросов, как борьба с сорняками в земледелии, подбор компонентов для посева травосмесей, быстрое и широкое лесоразведение в степных районах, и многих других вопросов. Вот что

привело меня к пересмотру проблемы внутривидовой и межвидовой борьбы и конкуренции, а после глубокого и разностороннего рассмотрения и проработки этого вопроса — к отрицанию внутривидовой борьбы и взаимопомощи индивидуумов внутри вида и признанию межвидовой борьбы и конкуренции, а также взаимопомощи между разными видами». *94*.

[44] Приводя пример из «человеческой жизни» для иллюстрации закона расхождения признаков, Мечников касается уже области чисто социальных явлений («выбор специальности»), не имеющих ничего общего с такими биологическими закономерностями, как борьба за существование и т. п. Следует отметить, что Мечников неоднократно пытался объяснять самые разнообразные вопросы из области социальных взаимоотношений и истории культуры принципами учения Дарвина о естественном отборе. Так, в упомянутой уже выше статье «Борьба за существование в обширном смысле» Мечников основное внимание сосредоточивает на «борьбе за существование в человеческом обществе» (см. там же, стр. 131—186). Хотя Мечников заявляет, что «человек есть существо общественное, а это условие само по себе уже в высшей степени усложняет жизнь», он истолковывает под углом зрения борьбы за существование решительно все явления истории человечества (см. об этом подробнее нашу статью, стр. 721—722). Нам еще неоднократно придется отмечать эту тенденцию Мечникова. *96*.

[45] Сведения Мечникова относительно медоносных особей муравьев, которые «прогрызаются и опоражниваются на потребу молодого поколения», по более новым наблюдениям оказываются неправильными. Так, Мак-Кук обнаружил у мексиканского муравья Myrmecocystus melliger, что голодные самки, самцы и рабочие отправляются к медоносным особям, или кормилкам, и получают у них изо рта капельки меда. *101*.

[46] В вопросе о роли «непосредственных влияний внешних условий», а также «употребления и неупотребления органов» Дарвин не всегда занимал одну и ту же позицию. Если в начале своей научной деятельности он отводил им сравнительно незначительную роль, то в дальнейшем он все более и более обращал внимание на факты в этой области. Полную сводку подобных фактов Дарвин дал в «Изменении животных и растений» (1868, 2-е изд. 1875), где он посвятил две специальные главы «прямому и определенному действию внешних условий жизни» (гл. XXIII) и «упражнению и неупотреблению органов» (гл. XXIV). Выводы, к которым приходит Дарвин в этих главах, крайне осторожны. Несмотря на признание наследования в целом ряде случаев, Дарвин все же склоняется к общему выводу, «что в большинстве случаев условия жизни как причина всякого частного изменения играют подчиненную роль, подобную той, какую играет искра, когда вспыхивает груда горючего материала; характер пламени зависит от горючего вещества, а не от искры» (Собр. соч., изд. Лепковского, т. VIII, стр. 516). К концу своей жизни Дарвин неодно-

кратно отмечал, что он недооценил роль внешней среды. Так, в 1876 г. он писал Морицу Вагнеру: «По моему мнению, наибольшей совершённой мною ошибкой является то, что я не придал достаточного значения прямому действию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора» (Life and letters, 1887, т. III, стр. 159). В 1880 г. Дарвин специально указывал: «Кто сказал, что эволюция видов зависит только от естественного отбора? Что касается меня, я думаю, что никто не предлагал столько наблюдений над действием употребления и неупотребления [разных] частей [тела], сколько я в моих „Изменениях животных и растений под влиянием одомашнения“, и эти наблюдения производились специально для этой цели. Я там привел также значительное количество фактов, показывающих прямое действие внешних условий на организм, хотя, несомненно, после издания моих книг установлено много [нового] по этому предмету» (Соч., изд. АН СССР, т. III, 1939, стр. 754). Правда, в следующем 1881 г. Дарвин в письме к Земперу снова колеблется под влиянием опытов Гоффмана над изменчивостью растения: «Несомненно, я сначала придавал слишком мало значения прямому влиянию условий, но работа Гоффмана меня [снова] поколебала. Повидимому, необходимы сотни поколений воздействия. Это весьма запутанный вопрос. Хотел бы я быть не таким старым и обладать большими силами, ибо мне ясен тот путь исследования, которому надо следовать... Однако я попрежнему *должен* полага́ть, что изменения условий дают толчок к изменчивости, но что они действуют *в большинстве случаев* весьма непрямым путем. Но, как я сказал, это весьма запутанная проблема» (Life and letters, т. III, стр. 345). Как видим, крайний эмпиризм и объективизм Дарвина так и не позволили ему занять твердую и определенную точку зрения в этом вопросе. *103.*

[47] Одним из наиболее ярких примеров чрезвычайной константности форм служит, как известно, род Lingula, представитель плеченогих. Lingula сохранилась со времен нижнего силура и по настоящее время. См., однако, возражения этому у Давиташвили (История эволюционной палеонтологии. М., 1948, стр. 402). *105.*

[48] Луи Агассиц (или Агасси по транскрипции, принятой Мечниковым) был и остался на всю жизнь учеником и последователем немецкой натурфилософской школы и продолжателем Кювье. Он стоял на откровенно идеалистических и религиозных позициях. Без допущения «высшего разума» и «актов творения» Агассиц отказывался объяснить наличие «общего плана» и целесообразность в органическом мире. Тотчас по появлении «Происхождения видов» Агассиц резко выступил против теории Дарвина и остался ее противником до конца своей жизни (1873). Против Агассица, в защиту Дарвина, неизменно выступал Аза Грей, который однако, тратил значительную долю своего красноречия на доказательство

необоснованности обвинений теории Дарвина в атеизме и ее несовместимости с религией и верой в бога. *107*.

[49] Интересно отметить, что Мечников излагает взгляды Вейсмана того периода, когда последний еще не отказался от признания важной роли внешних воздействий на организмы и возможности унаследования изменений, приобретенных в результате подобных влияний. И тем не менее Мечников уже тогда относил Вейсмана к сторонникам «теории прогрессивного развития», т. е. к автогенетикам. Правда, в ближайшие годы (1875—1879) Вейсман выступил с целым рядом работ, доказывающих достаточность теории естественного отбора, и с категорическим отрицанием «филетической жизненной силы». Однако с 1883 г. Вейсман начинает свою атаку на принцип наследования приобретенных признаков, создает свою пресловутую «теорию зародышевой плазмы» и утверждается окончательно на позициях автогенеза. Таким образом, характеристика, даваемая Мечниковым Вейсману, вполне гармонирует с нашей теперешней оценкой его позиций. *117*.

[50] Мечников имеет в виду известную работу Антона Дорна «Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций», вышедшую в 1875 г. на немецком языке (издана по-русски в серии «Классики биологии и медицины», Биомедгиз, 1937). Принцип «смены функций» (или «перемены отправления», как называет его Мечников) получил широкое признание лишь в последнее время и послужил отправным толчком для разработки целой системы типов эволюции органов путем изменения способов их функционирования. Свое завершение и наиболее полную разработку эти идеи получили в исследованиях нашего крупнейшего дарвиниста А. Н. Северцова. См., в частности, его «Морфологические закономерности эволюции», М., 1939 (гл. XI). Как видим, Мечников указывает, что принцип Дорна является развитием мысли Дарвина, высказанной в связи с критикой Майварта. Обычно это упускается из виду. *122*.

[51] Некоторые новейшие исследователи оспаривают происхождение домашних кур и голубей от одного соответствующего дикого вида. Так, в отношении курицы, наравне с принимаемой Дарвином Gallus bankiva, указывают для различных пород домашних кур еще другие исходные дикие виды — Gallus sonnerati, lafayetti и varius, а также какой-то малайский вымерший вид кур. Для голубей, наравне с Columba livia, допускают еще участие C. leuconota. Однако все эти предположения не могут рассматриваться в качестве окончательно установленных. *129*.

[52] Возможность получения потомства от скрещивания коз и овец в настоящее время большинством исследователей отрицается. Это не удавалось как при попытках естественного скрещивания, так и путем искусственного оплодотворения. *134*.

[53] Возможность получения «лепоридов», т. е. потомства от скрещи-

вания зайца с кроликом, в настоящее время отвергается. Новейшими опытами показано, что заяц и кролик не только не обнаруживают полового влечения друг к другу, но и различная длина задних конечностей служит препятствием к их совокуплению; наконец, опыты по искусственному оплодотворению также не увенчались успехом. *134*.

[54] «Оффицируется» — иностранное слово, ныне совершенно не применяемое. Оно является, повидимому, искажением немецкого слова affizieren, происходящего, в свою очередь, от латинского afficere — поражать, воздействовать. Далее (стр. 156) Мечников пишет уже «аффицируя», так что здесь, повидимому, опечатка. *135*.

[55] Настойчивость, с которой Мечников проводит и обосновывает в этой главе принцип полного сходства процессов эволюции у диких видов и у культурных растений и домашних животных, поистине поразительна. Особенно удивительно, с какой силой и убедительностью выступает Мечников против дарвиновских утверждений о чрезвычайной постепенности видовых изменений, об отсутствии у диких видов внезапных и резких изменений. В этом Мечников во многом предвосхитил наше современное понимание процессов изменчивости вида. При этом ценным является у Мечникова не самый факт признания скачкообразных изменений, что допускалось многими его современниками, например Келликером (см. у Мечникова на стр. 108), а то, что в отличие от последнего Мечников не только не приходит на основании этих утверждений к антидарвинистическим и просто мистическим выводам, а талантливо и самостоятельно развивает дальше учение о естественном отборе, ничуть не смущаясь расхождением в этом вопросе с самим Дарвином. Особенно рельефно выступает продуманность и последовательность Мечникова, если сравнить его выводы с возникшей четверть века спустя мутационной теорией, которая привела к самым антидарвинистическим и метафизическим выводам.

В настоящее время мичуринский дарвинизм ищет решения проблемы видообразования в родственном Мечникову направлении. Так, академик Т. Д. Лысенко следующим образом формулирует эту проблему: «Наступила и назрела необходимость пересмотреть вопрос видообразования под углом зрения резкого перехода количественного нарастания в качественные видовые отличия. Надо понять, что образование вида есть переход от количественных изменений к качественным в историческом процессе. Такой скачок подготавливается собственной жизнедеятельностью органических форм, в результате количественного накопления восприятий воздействия определенных условий жизни, а это вполне доступно для изучения и управления. Такое понимание видообразования, соответствующее природным закономерностям, дает в руки биологов могучее средство управления самим жизненным процессом, а тем самым и видообразованием. Думаю, в этой постановке вопроса мы вправе считать, что к обра-

зованию новой видоной формы, к получению нового вида из старого приводит накопление не тех количественных отличий, которыми обычно различают разновидности в пределах вида. Количественные накопления изменений, приводящие к скачкообразному превращению старой видовой формы в новую видовую форму, являются изменением *иного порядка*. Виды — не абстракция, а реально существующие узлы (звенья) в общей биологической цепи. Живая природа — это биологическая цепь, как бы разорванная на отдельные звенья—виды. Поэтому неправильно говорить, что виды ни на какой период не сохраняют постоянства своей качественно-видовой определенности. Говорить так — это значит признавать развитие живой природы, как плоскую эволюцию без скачков». Приводя далее экспериментальные данные по превращению 28-хромосомной твердой пшеницы в 42-хромосомную мягкую, Т. Д. Лысенко заключает: «...переходных форм между видами дурум и вульгаре мы при этом не находим. *Превращение одного вида в другой происходит скачкообразно*» (Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, стр. 38—39). Само собой разумеется, что идеи, развиваемые Т. Д. Лысенко по вопросам видообразования, представляют собой дальнейшее развитие дарвинизма, и в то время как Мечников не в состоянии еще был ставить вопрос о причинах подобных скачкообразных изменений видов, мичуринское направление ищет путей к раскрытию и даже управлению этими причинами. При этом, как указывает Т. Д. Лысенко, причины эти нужно искать в «видоизмененной, в ряде поколений, жизнедеятельности в специфически новых условиях» (там же, стр. 39). *142*.

[56] Таким образом, для Мечникова «крайность, которая не может быть терпима», заключается не во всей этой чудовищной и нелепой попытке подогнать войны народов под биологическую формулу борьбы за существование, а в «ошибочном» истолковании «направления» этой борьбы! Оказывается, по Мечникову, что «в самой войне» заключается борьба за существование! Но неудачный «пример», выбранный Мечниковым, не должен заслонить от нас его оригинальной критики узкого понимания борьбы за существование, которую он дает здесь и в дальнейшем (см. примечания 57, 58, 59). *146*.

[57] Классификация форм борьбы за существование, даваемая Мечниковым, представляет исключительный интерес. В ней Мечников отказывается от понимания борьбы за существование только как фактора внутривидовой борьбы и ставит вопрос о межвидовых взаимоотношениях, а также о взаимоотношениях организма со средой; он отличает конкуренцию от прямой борьбы между особями, не придавая последней решающего значения. Таким образом, классификация Мечникова во многом предвосхитила ряд современных классификаций. К сожалению, классификация Мечникова, как и многие другие его идеи, высказанные им в «Очер-

ке», была незаслуженно забыта даже русскими учеными. Вот почему мы можем встретить в нашей литературе ссылки на всевозможные иностранные попытки классификаций, например Ллойд-Моргана (1896) и Плате (1913), а о замечательной классификации Мечникова, созданной задолго до них и поразительно их предвосхищающей, никто не упоминает (исключение представляет лишь недавно вышедшая статья И. М. Полякова «Значение трудов И. И. Мечникова в истории дарвинизма». Труды Совещания по истории естествознания, М., 1948, стр. 324). *146.*

[58] Как видим, здесь Мечников уже совершенно отчетливо ставит вопрос о недостаточности и необязательности перенаселения для протекания процессов естественного отбора. Очень интересны приводимые им примеры изолированных водоемов и океанических островов, где возможности для перенаселения не ограничены, а в то же время разнообразие видовых форм крайне устойчиво и ограничено. На основании рассмотрения этих примеров Мечников не только приходит к выводу о недостаточности перенаселения как фактора внутривидовой борьбы за существование, но и выдвигает необходимость межвидовой конкуренции для протекания процессов видообразования. Все эти идеи (см. еще примечание 59) поразительно перекликаются с новейшими исканиями наших советских дарвинистов (см. примечание 43), и приходится снова пожалеть, как основательно забыты были работы Мечникова до сих пор. *151.*

[59] Мысли Мечникова о роли плодовитости в борьбе за существование безусловно следует признать образцом диалектического подхода к проблемам естественного отбора. Мечников убедительно показывает, как одна и та же особенность — усиленное размножение — при одних обстоятельствах борьбы за существование, а именно при внутривидовой борьбе, не только не дает преимущества, но приводит к уничтожению части вида, а также к отбору менее плодовитых форм; при других же обстоятельствах, при межвидовой конкуренции, большая плодовитость дает важнейшее преимущество в борьбе за существование. И в этом подходе мы обнаруживаем близость к идеям сегодняшнего дня. *152.*

[60] Эта попытка объяснить смены флор имеет чересчур обобщенный характер и объединяет самые разнообразные явления. Так, смена видового состава лесов связана с целым комплексом факторов, определяемых как биологическими отличиями лесных пород, так и их взаимоотношением с почвой и климатом и, наконец, влиянием человеческой деятельности. Установленное, например, исследователями все прогрессирующее вытеснение в Европе лиственных пород хвойными объясняется более легкой размножаемостью последних (летучесть семян, ускоренный рост, меньшая требовательность к почве), теневыносливостью. Кроме того, лиственный лес в Европе подвергался многовековому уничтожению человеком для своих нужд. Догадки де Кандоля об «ослаблении

растений» от длительного произрастания и о влиянии растений на почву имеют в основе сложные процессы, действительно протекающие в результате взаимоотношения растений с почвой. Ныне эти процессы хорошо изучены, особенно русскими учеными. Установлено, что каждая растительная форма предъявляет свои специфические требования к характеру почвы — ее солевому составу, кислотности ее среды и т. п. Но в то же время и растение, его корни и отмирающие части и т. д. постепенно и по-разному меняют характер почвы. Так, в частности, гниение лесной подстилки, опавших листьев и сучьев вызывает сложные процессы образования так называемых гуминовых кислот. При этом подстилка лиственных пород меняет почву не так, как, например, хвойных пород. У лиственных гниение подстилки происходит интенсивнее, образующийся гумус имеет нейтральную реакцию, перемешивание почвенного слоя, осуществляющееся при деятельном участии червей и личинок насекомых, происходит более благоприятно. Наоборот, у хвойных, ввиду плотности подстилки, гниение ее протекает медленнее, преобладает кислая реакция среды, что неблагоприятно отражается на характере отложения гумуса, на условиях аэрации почвы и т. д. Вот почему, хотя хвойные породы менее требовательны к характеру почвы, они в дальнейшем еще более ухудшают ее. Таким образом, наравне с целым рядом преимуществ в борьбе за существование, которыми обладают хвойные породы, они характеризуются и отрицательными особенностями; чисто хвойные леса, к тому же, оказываются менее устойчивыми к вредителям (грибкам и насекомым). Совершенно очевидно, что все эти сложнейшие взаимоотношения, обнаруживаемые растениями при их взаимной конкуренции и в борьбе с почвенно-климатическими факторами, зависят от всей совокупности как физиологических, так и морфологических особенностей и потребностей различных растений. Поэтому вряд ли обосновано утверждение, что в «резких случаях этой борьбы систематически форменные признаки не играют роли». Лишь детальный эколого-физиологический анализ, который еще потребует специальных дальнейших исследований, может дать решающий ответ в каждом конкретном случае. Правда, в дальнейшем Мечников более осторожно формулирует свои выводы в этом направлении. *156.*

60а Попытка объяснить вытеснение флоры океанических островов «продолжительным пребыванием растения на одном месте» и проистекающим якобы от этого «ослаблением» их, конечно, малообоснована. Ныне придают решающее значение в этом вытеснении островных флор вмешательству человека. При этом влияние появления человека на таких островах заключается не только в прямом уничтожении их флоры (хищническая рубка лесов, в частности на упоминаемом Мечниковым острове Св. Елены, производимая как для освоения пространств, так и для сбора ценных продуктов, например содержащей танин древесной

коры; разделка пашен, осушение болот и т. д.), но и путем ввоза домашних животных и материковых растений. Так, козы и свиньи, ввезенные в XVI в. на остров св. Елены, уничтожили ряд видов деревьев, о чем сообщает и Ч. Дарвин в «Путешествии натуралиста вокруг света» (Соч., изд. Биомедгиза, т. I, 1935, стр. 408—409). При этом он заявляет: «Таким образом, мы узнаем любопытный факт, что появление животных на острове Св. Елены в 1501 г. не раньше как через двести двадцать лет успело изменить вид страны, ибо козы ввезены в 1502 г., а в 1724 г., как говорят, „большая часть старых деревьев свалилась". Нет сомнения, что такой великий переворот в растительном мире должен был отразиться не только на земных моллюсках, из которых, как мы видели, восемь видов совершенно вымерли, но и на множестве насекомых» (там же, стр. 409). Другим примером огромного влияния ввозимых человеком животных на флору и фауну является приводимый Дарвином же в отношении острова Вознесения. Он указывает на проникновение с человеком на этот остров крыс и мышей, а также кошек, завезенных для их истребления. «Но они до того расплодились, что в свою очередь стали бедствием». Сильно размножились и одичали также цесарки и куры; в то же время, как указывает Дарвин, «туземных птиц здесь вовсе нет» (там же, стр. 411). Наконец, ввезенные с материка растения, главным образом сорные травы, вытесняют эндемичную флору, развивавшуюся в течение огромных периодов времени без значительной конкуренции в весьма благоприятных для нее условиях. Не удивительно поэтому, что ввозимые с материка растения, являющиеся продуктом значительно более напряженной борьбы за существование с многочисленными космополитическими видами и в более суровых климатических условиях, оказываются более жизнеспособными. *157.*

[61] Мечников имеет в виду речь Нэгели, изданную в 1865 г. («Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art»). Русский перевод: «Происхождение естественно-исторического вида и понятие о нем». Речь, произнесенная проф. Г. Нэгели в публичном заседании Мюнхенской академии наук 28 марта 1865 г. Перевел с немецкого лекарь Стоф. Москва, 1866. *161.*

[62] Как известно, «Происхождение видов» Дарвин называл «извлечением» из более обширного труда. Дарвин предполагал издать огромный многотомный труд или ряд трудов с полным обоснованием его теории. Так, он пишет: «Никто более меня не сознает необходимости представить позднее во всей подробности факты и ссылки в подкрепление моих выводов, и я надеюсь это исполнить в будущем моем труде» (Соч., изд. АН СССР, т. III, стр. 271). Однако обработка всего задуманного им «полного труда» оказалась не под силу Дарвину. Ему удалось издать лишь первую книгу, «Изменения животных и растений в состоянии одомашнивания» (1868, 2-е изд. 1875), представляющую собой обширное сочинение в двух

томах. В последующих книгах Дарвин проектировал «говорить об изменчивости организованных существ в естественном состоянии» (Собр. соч., изд. Лепковского, т. VII, стр. 3). В этом сочинении, а быть может, и в особом, завершающем труде должен был всесторонне быть освещен вопрос о естественном отборе. Но Дарвин так и не выполнил этого плана, отказавшись от него после выхода первого из задуманных сочинений. *166.*

[63] Симпатическая, или покровительственная, или, как теперь ее чаще называют в специальных руководствах и статьях, криптическая окраска, а также тесно связанные с ней явления подражательной окраски, или мимикрии, служили и продолжают служить одним из излюбленных примеров действия естественного отбора. Для проверки полезности разных типов покровительственной окраски выполнены сотни экспериментальных работ, доказывающих, что обладающие такой окраской насекомые менее заметны для своих врагов, чем не криптически окрашенные их родичи.

Однако и до настоящего времени, особенно в Германии, имеются ученые (Гейкертингер и др.), которые сомневаются в полезном значении криптической окраски, утверждая, что хищники ловят и криптически и некриптически окрашенную добычу без разбора. В общем, однако, сумма положительных данных сильно преобладает над наблюдениями обратного характера, особенно если мы учтем такие продуманные до мелочей эксперименты, как опыты Г. Мостлера и некоторых других. *167.*

[64] Получение одноцветного, а не пестрого потомства при скрещивании разных пород домашних животных казалось трудно понятным во время писания Мечниковым его статьи, так как тогда подобные явления еще не были известны. Именно это обстоятельство приводит Мечникова к мысли о возможности *внезапного* появления симпатической окраски. Для облегчения понимания причин, вызывающих сходную окраску насекомых, образующих миметические группы, или кольца, не мешает вспомнить также возможность наличия целой совокупности абиотических факторов окружающей среды, которые могут вызвать конвергенцию в окраске у животных, обитающих в одной местности и, таким образом, привести к явлению мимикрии. Еще Бэтс во время своего путешествия по Амазонке отмечал преобладание определенных типов окраски у бабочек и некоторых других насекомых в определенных точках вдоль по течению этой огромной реки. Явление это О. Фогт (1911) в свое время назвал явлением районной конвергенции. Точно так же Габричевский (1924) наблюдал, что в США по направлению от восточных штатов к западным комбинации расцветки многих перепончатокрылых, с одной стороны, и мух, с другой, изменяются параллельно в обеих этих группах насекомых. При учете таких данных мысль Мечникова о том, что криптическая окраска могла первоначально возникнуть без влияния отбора, получает известное подтверждение. *168.*

[65] Мечников имеет в виду главу в книге А. Р. Уоллеса «Естественный отбор» (1870), опубликованную сначала в виде статьи в 1864 г. *170.*

[66] Фраза Уоллеса о влиянии на окраску и форму тела климата и других физических причин хорошо согласуется с отмеченными в примечании 64 фактами районной конвергенции. *171.*

[66а]. Очевидно, опечатка. Должно быть — *симпатическая. 175.*

[67] На этих страницах Мечников снова делает очень остроумные возражения против истолкования учения о естественном отборе как об обязательном результате усиленного перенаселения. Мечников, учитывая огромный процент отмирания животных на стадии яйца или личинки и огромное количество яиц и личинок сравнительно с количеством взрослых животных любого вида, правильно замечает, что видовые особенности и признаки, помогающие в борьбе за существование и получающиеся, по мнению Дарвина, в результате естественного отбора, должны были бы иметься в наиболее резко выраженном состоянии именно у яиц и у личинок, а не у взрослых животных, тогда как на деле этого вовсе не наблюдается. Досадно лишь, что Мечников считает возможным применить свои доводы и к детской смертности у человека, хотя и оговаривает о наличии при этом не «конкуренции», а «борьбы за жизнь» (стр. 176). *177.*

[67а]. Мечников имеет в виду критическую статью о «Происхождении видов», написанную Флимингом Дженкиным и напечатанную в журнале «North British review» (июнь 1867). Основное критическое замечание Дженкина сводилось к утверждению, что единично возникающие новые изменения должны якобы неминуемо при скрещивании с неизмененными особями слиться со старыми признаками и поглотиться ими (т. наз. поглощающее влияние скрещивания). Под влиянием этого возражения Дарвин стал придавать решающее значение при отборе массовым «индивидуальным изменениям». Довод Дженкина был использован и русским антидарвинистом Н. Я. Данилевским. Интересно, что Данилевский обвинял русских дарвинистов в замалчивании как раз той цитаты из Дарвина, которую приводит далее Мечников (см. об этом у Тимирязева, Сочинения, т. VII, стр. 294 и сл., а также стр. 232—234, 274 и сл.). *182.*

[68] Говоря о чрезвычайной видовой прочности обитателей океанических островов, Мечников, повидимому, не принимал во внимание факты очень интенсивного видообразования в условиях некоторых океанических островов, в особенности Гавайских, ставшие детально известными позже (см., однако, стр. 209). Как известно, фауна этих островов чрезвычайно богата наземными моллюсками (475 видов), происшедшими, несомненно, от очень небольшого числа случайно попавших на эти острова исходных видов. *184.*

[69] Мечников, конечно, прав, считая Artemia salina в высшей степени

постоянным монотипическим видом. Однако не следует упускать из виду, что Artemia легко подвержена изменению ряда признаков в зависимости от различной степени солености воды в водоеме. Это было показано как раз в то время русским исследователем В. Шманкевичем (1875), работавшим одновременно с Мечниковым в Одессе, и подтверждено значительно позже Н. Гаевской (1916). *185.*

[70] Позиция Мечникова в вопросе о расхождении признаков связана с его общими подходами к проблемам факторов эволюции, сближающими его с мичуринским направлением (см. об этом в нашей статье, стр. 717).—В связи с вопросом о расхождении признаков представляют интерес некоторые данные об эволюции в среде паразитических животных так называемых «сопряженных видов» (Догель). Под такими видами разумеются два вида паразитов одного рода, развившиеся на одном и том же виде хозяина в результате распространения первоначального исходного вида на новые места локализации в пределах тела своего хозяина. Таковы, например, головная и платяная вошь у человека, несколько специфичных для кролика кишечных видов кокцидий Eimeria, приспособившихся к жизни в разных участках кишечного тракта хозяина, и др. *187.*

[71] Незаслуженно забытое и не нашедшее себе отклика в зоологических кругах мнение Бронна о том, что прогрессивная эволюция различных животных групп сопровождается постепенным уменьшением числа однозначных органов в различных их системах (уменьшение числа зубов у позвоночных, числа ног у многоножек и т. д.), было подробно развито в советское время Догелем в его статьях о значении процессов олигомеризации и полимеризации гомологичных органов во время эволюции разных групп животных (1936, 1947). *189.*

[72] Обсуждая принцип уменьшения числа однозначных органов как признак прогрессирующего усложнения организации, Мечников правильно раскрывает антропоморфическую сущность руководящей Бронном идеи. Однако, несмотря на этот недостаток, мысль Бронна содержит в себе совершенно правильное зерно, нуждаясь лишь в некотором разъяснении. Процесс уменьшения числа (олигомеризация) гомологичных органов, по более новым данным, сопровождает эволюцию любой крупной группы животных, в каком бы направлении она ни шла, т. е. вне зависимости от того, носит ли эволюция характер прогресса и усложнения организации или же регресса (как, например, у паразитов), или, наконец, характер крайней специализации. Но ввиду того, что в целом эволюция животного царства носит характер прогрессирующего усложнения организации, олигомеризация гомологичных органов тем самым может считаться одним из показателей совершенствования организации. Наиболее выражена олигомеризация у конечных и вообще у край-

них, вторично измененных вследствие узкой специализации ветвей крупных групп животных. *192.*

[73] Оценка организации морских звезд, даваемая Мечниковым, не вполне совпадает с современной. Считать их наиболее высоко развитыми по сравнению с другими иглокожими на основании сильно развитых органов чувств было бы неправильно. Раньше всего, глаза, кроме звезд, хорошо развиты у морских ежей, а лишенные глаз голотурии обладают зато иногда органами чувства равновесия, отсутствующими у звезд. Кроме того, вся центральная нервная система морских звезд крайне примитивна, помещаясь прямо в кожном эпителии, тогда как у ежей и голотурий она погружена под кожу, защищена от внешних воздействий и обнаруживает в этом отношении более совершенную организацию. Таким образом, пример, выбранный Мечниковым для иллюстрации своей мысли, является неудачным. *193.*

[74] Под именем «инфузорий» Мечников, очевидно, понимает здесь панцырных жгутиконосцев (Peridinea), которых в 70-х годах XIX в. называли «жгутиковыми инфузориями» и у которых, действительно, иногда имеются довольно сложно устроенные глаза, или стигмы. *193.*

[75] Примеры межвидовой борьбы за существование, приводимые Мечниковым из «Происхождения видов», см. Сочинения Дарвина, т. III, 1939, стр. 325. *196.*

[76] Под названием «явноголовых моллюсков» подразумеваются все моллюски современной систематики, кроме класса пластинчатожаберных или двустворчатых (Lamellibranchia, или Bivalvia) по системе Ламарка или же, вернее, брюхоногие вместе с лопатоногими (Gastropoda и Scaphopoda) по системе Каруса и Герштекера (1863). *201.*

[77] По новейшим данным, количество свободноживущих и паразитических форм в мире животных рисуется в таком виде. Общее число видов животных на земле достигает 1 200 тыс. видов. Среди них паразитических насчитывается пока более 65 тыс. видов, в том числе простейших 3 тыс., кишечнополостных — 25, червей — 8 тыс., моллюсков — 100, членистоногих — 55 тыс. Типы губок, иглокожих и хордовых не содержат в себе настоящих паразитов. Таким образом, паразиты составляют не менее 7% всего видового состава животных. На самом деле и абсолютное и процентное содержание паразитических форм надо значительно увеличить (нам думается, не менее чем в $1^1/_2$ раза), так как животный мир в паразитологическом отношении далеко не достаточно исследован. *204.*

[78] Сведения о том, что вши туземцев с Гавайских островов (именовавшихся в то время Сандвичевыми), попадая на европейцев, в скором времени погибают, являются необоснованными. Далее, число человеческих видов вшей из рода Pediculus равняется всего двум (головная — P.

capitis и платяная — P. vestimenti). Таким образом, систематические данные Меррея относительно большого числа видов человеческих вшей ошибочны. *204.*

[79] Мнение о том, что Lepadomorpha, усоногие, снабженные стебельком, более высоко организованы, чем лишенные стебля Balanomorpha, или морские желуди, в современном представлении является неправильным. Lepadomorpha сохраняют большее сходство с свободноплавающей, так называемой циприсовидной личинкой усоногих, чем Balanomorpha. Поэтому вполне естественно, что и ископаемые остатки их начинают встречаться в более древних отложениях. Кстати сказать, некоторые ископаемые остатки, относимые раньше к усоногим (Lepidocoleus, Turrilepas и др.) и происходившие из палеозойских отложений (Pollicipes даже из силура, т. е. нижнего палеозоя), по более поздним исследованиям оказались не имеющими ничего общего с отрядом усоногих раков. Самый древний, известный в настоящее время несомненный представитель усоногих Cirravus найден Чернышевым в каменноугольных отложениях Донецкого и Кузнецкого бассейнов и принадлежит к Lepadomorpha. *205.*

[80] Говорить на основании наличия среди насекомых известного количества паразитических форм и даже отрядов о том, что в эволюции класса насекомых преобладают явления регресса, вряд ли будет правильным. Сам Мечников говорит, что примеры регресса являются «частными», хотя и резкими. По нашему мнению, в данном случае частные исключения лишь подтверждают правило. Было бы странным считать класс насекомых эволюционировавшим под знаком регресса. *206.*

[81] После чрезвычайно интересных и важных открытий Киера (1924—1932) и Стеншио (1926—1932) положение миног и миксин в системе рисуется по новейшим представлениям Л. Берга (1941) в следующем виде. Подтип Craniata делится на 2 надкласса: бесчелюстных (Agnatha) и челюстноротых (Gnathostomata), которые, вероятно, должны иметь за собой какую-то общую исходную группу. К надклассу Agnatha принадлежат, с одной стороны, панцырные рыбы, или Ostracodermi, жившие в палеозое и исследованные подробно Киером и Стеншио, с другой стороны, круглоротые, куда принадлежат современные миноги и миксины. К надклассу Gnathostomata относятся все настоящие рыбы, начиная с акуловых. *206.*

[82] Мнение Карпентера относительно крайней эволюционной консервативности корненожек чересчур категорично. По направлению от палеозоя к кайнозою можно ясно проследить ряд изменений прогрессивного характера раковин корненожек. Число видов, обладающих грубыми, тяжеловесными раковинами агглютинирующего типа, постепенно уменьшается, тогда как процент видов, выделяющих вокруг себя прочную, но более легкую и удобную при передвижении раковину из углекислой извести, все более возрастает по направлению к современной эпохе. *208.*

[83] Мысли Мечникова о случаях, «где развитие совершается, так сказать, в одной плоскости, без повышения или понижения уровня „совершенства"», получили развитие в представлениях А. Н. Северцова об идиоадаптациях. *211.*

[84] Категоричность, с которой Мечников утверждает об отсутствии связи между явлениями географического и геологического распространения организмов и процессами естественного отбора, не может быть признана обоснованной. Как бы ни были сложны вопросы распространения, процветания и вымирания организмов во времени и пространстве, они постепенно выясняются в свете учения о естественном отборе. При этом следует учесть, что какую бы значительную роль мы ни приписывали в этих процессах климатическим, геологическим и космическим переменам, происходившим в различные периоды и в различных областях земли, их влияние на эволюцию организмов преломляется сквозь процессы естественного отбора. В то время, когда писал эти страницы Мечников, большое влияние имели всевозможные «учения» о прогрессивном развитии, пропагандировавшиеся открытыми и скрытыми антидарвинистами (Нэгели, Келликер, Вейсман и другие). К тому же Мечникову еще было непонятно значение только что вышедших работ В. О. Ковалевского, давших мощный толчок развитию эволюционной палеонтологии (см. еще примечание 96). В настоящее время многочисленными работами, особенно советских биологов, такие вопросы, как эволюционный прогресс и регресс, специализация, адаптивная радиация, вымирание и многие другие, успешно разрабатываются в направлении дарвиновского учения о естественном отборе. Всевозможные же современные «теории» прогрессивного развития, всякие «номогенезы», «аристогенезы», «гологенезы», «предадаптации» и т. д., категорически отвергаются подлинными дарвинистами. *214.*

[85] Штейнгеймские ископаемые моллюски были найдены Гильгендорфом в 1866 г. Они произвели большую сенсацию и были использованы Дарвином и дарвинистами в качестве доказательства существования непрерывного ряда форм в последовательных геологических отложениях (см. Ч. Дарвин. Соч., т. III, 1939, стр. 524). Однако работа Гильгендорфа подверглась нападкам некоторых палеонтологов (Зандбергера и др.) как раз в то время, когда писал о них Мечников. Вот почему Мечников так скептически относится к штейнгеймской находке. *216.*

[86] С тех пор как писал об этом Мечников, было найдено множество других рядов форм ископаемых. Уже в его время, помимо упоминаемого им примера, изученного Ваагеном (1869), были известны замечательные исследования Неймайра и Пауля (1875) над эволюцией Paludina. Неймайр не ограничился обнаружением рядов форм, а дал образец применения теории естественного отбора в палеонтологии. В защиту этой точки

зрения выступил и крупный американский палеонтолог О. Марш (1879). Образцом восстановления ряда эволюционных форм явились исследования предков лошади, слонов и других. *216.*

[87] Это утверждение Мечникова характеризует положение морфологических дисциплин в его время и не может быть ныне принято, так же как и в отношении биогеографии и палеонтологии (см. примечание 84). Достаточно напомнить о морфолого-эволюционных исследованиях А. Н. Северцова и его школы, а в области растений — учение о стадийности развития Т. Д. Лысенко. *216.*

[88] См. эти цитаты в русском издании Сочинений Дарвина, т. III, стр. 635. *217.*

[89] См. Ф. Мюллер и Э. Геккель. Основной биогенетический закон, изд. АН СССР, 1940, стр. 163. *219.*

[90] См. эту цитату в упомянутом издании (см. примечание 89), стр. 149. *220.*

[91] См. эту цитату в том же издании, стр. 151. *220.*

[92] См. эту цитату в том же издании, стр. 154—155. *220*

[93] См. то же издание, стр. 165. Курсив в цитате Мечникова. *221.*

[94] С тех пор, как писал Мечников, вопрос о происхождении насекомых обогатился рядом существенных новых данных. Прежде всего трудами А. В. Мартынова (1925—1931), Тилльярда (1924 и позже) и ряда других исследователей обнаружена новая фауна ископаемых насекомых из различных слоев, начиная с карбона и кончая меловым периодом. В древнем красном песчанике девонской эпохи впервые были открыты остатки низших бескрылых Insecta из группы Collembola. Среди современных насекомых также удалось, главным образом Сильвестру и М. Н. Римскому-Корсакову, обнаружить целую группу наиболее низко организованных насекомых, а именно Protura. Правда, эта группа, с одной стороны, обнаруживает некоторые вторичные изменения организации, например редукцию сяжков, но, с другой стороны, в отношении ходных конечностей она стоит ближе всех прочих Insecta к многоножкам — у Protura на передних члениках брюшка имеются 3 пары рудиментарных ножек, т. е. больше чем у прочих их родичей. В общем, как новые, так и старые данные говорят за то, что самые древние крылатые насекомые должны были появиться не позже девона или раннего карбона. Связь насекомых с многоножками считается несомненной, в частности с группой хищных многоножек, Chilopoda. Некоторые ученые считают эту связь столь тесной, что объединяют класс насекомых с Chilopoda в общий подтип, отделяя таким образом Chilognatha от Diplopoda и прочих многоножек. Важное филогенетическое значение Campodea и камподеевидных личинок признается и в настоящее время. *223.*

[95] Вопрос о происхождении различных групп паукообразных, особенно разных групп клещей, представляет значительную сложность. Одни из них расчленением своего тела напоминают сольпуг или даже палеозойских трилобитов; другие расчленены по так называемому тритиреоидному типу, с делением тела на три главных участка, третьи — по акароидному, на два участка, и т. д. Таким образом, имеется много рядов развития в группе клещей, и взаимоотношения между ними далеко не так просто установимы, как предполагал в свое время Клапаред. В общем же можно предполагать независимое происхождение различных групп наземных паукообразных. *224*.

[96] Вызывает удивление, что при изложении вопроса о филогении лошадей Мечников не упоминает работ В. О. Ковалевского. Они ему должны были быть известны не только потому, что они вышли за 3 года до опубликования «Очерка», в 1873 г., но о них сообщал Мечникову в письмах сам автор (см. например, Л. Ш. Давиташвили. В. О. Ковалевский, М., 1946, стр. 154—155). Повидимому, Мечников не счел возможным ссылаться на работы молодого и «начинающего» ученого, каким тогда представлялся В. О. Ковалевский; к тому же он, вероятно, еще не смог оценить их выдающегося значения. *227*.

[97] Мечников всегда в своих сочинениях подчеркивал необоснованность претензий Геккеля на приоритет в создании «основного биогенетического закона», который он рассматривает как дальнейшее развитие не только идей Дарвина и Фр. Мюллера, но и положений «натурфилософской школы» (см. стр. 65). Критическое отношение к универсальности «биогенетического закона» Геккеля было тогда весьма распространенным (см. примечание 100). Перевод латинской цитаты см. в примечании 156. *230*.

[98] Глубоко прав Мечников, когда он указывает на огромное положительное и прогрессивное значение, которое для сравнительной эмбриологии и теории зародышевых листков имели работы великого русского эмбриолога-дарвиниста А. О. Ковалевского. Роль последнего в значительной степени замалчивалась Геккелем (хотя последний широко использовал результаты исследований Ковалевского), а между тем его работы, вместе с исследованиями самого Мечникова, положили начало тому славному периоду в развитии сравнительной эмбриологии, который с полным правом часто называют «русским периодом» (1865—1885). Этот период в отношении своих теоретических предпосылок характеризуется творческим применением идей Дарвина к анализу онтогенеза животных, его соотношения с филогенезом и установлением основных путей филогенетического развития животного мира (см. еще примечание 177). *232*.

[99] Мечников имеет в виду свою работу «История развития Sepiola», опубликованную в 1867 г. в качестве магистерской диссертации. Однако

в вопросе о происхождении нервной системы у моллюсков Мечников ошибался. В этом вопросе, как и в аналогичном вопросе у позвоночных, он расходился также с А. О. Ковалевским (см. стр. 422 этой книги). В дальнейшем Мечников признал свою ошибку, а Геккель оказался прав, хотя и не имел достаточных оснований для этого в отношении всех типов животных. В частности, у моллюсков происхождение нервной системы из эктодермы было доказано лишь Коршельтом (1892) и Фаусеком (1898). *234.*

[100] Мечников выступил против Геккеля в 1874 г. в связи с утверждениями последнего по вопросу о развитии губок (1872). Мечников показал, что описания и рисунки Геккеля не соответствуют действительности, и заявил, что они «изобретены» последним. В дальнейшем Мечников неоднократно критиковал работы Геккеля (см. об этом нашу статью, стр. 712). Следует отметить, что так относились к Геккелю многие авторитетные ученые того времени (Ф. Шульце, К. Земпер, К. Вирхов и другие). В 1877 г. Геккель был подвергнут осмеянию за свои скороспелые теории на съезде немецких естествоиспытателей. *234.*

[101] Подробный научный разбор «теории гастреи» Геккеля и фактическое обоснование своей теории «паренхимеллы» Мечников дал в «Эмбриологических исследованиях над медузами» (см. в нашем издании, стр. 430 и сл.). Общую характеристику Геккеля как ученого, в сравнении с А. О. Ковалевским, Мечников дал в своих воспоминаниях о последнем (см. И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, М., 1946, стр. 30—33). *236.*

[102] Несмотря на основательность многих замечаний И. И. Мечникова против Геккеля, следует все же признать, что он его критикует с позитивистских позиций «механического миросозерцания». Бесспорной заслугой Геккеля является его энергичная борьба за «естественно-исторический материализм» (В. И. Ленин) и атеизм в науке, вызвавшая бурю негодования в среде немецкой идеалистической профессуры. Именно за это высоко ценил Геккеля В. И. Ленин, хотя и указывал на его непоследовательность. «Геккель сам *отрекается от материализма*, отказывается от этой клички. Мало того: он не только не отвергает всякой религии, а выдумывает свою религию..., отстаивая *принципиально* союз религии с наукой!» (Соч., изд. 3-е, т. XIII, стр. 285—286). *236.*

[103] Нам уже приходилось указывать (см. примечания 84, 87), что дальнейшее развитие дарвинизма, особенно у нас в стране, уже не оправдывает той сдержанности в оценке научного значения учения о естественном отборе, которое вынужден был проявлять Мечников. *236.*

[104] Как видим, Мечников предвосхищает будущие успехи в познании «изменения организации» на основе «принципа теории Ламарка», блестяще осуществившиеся в мичуринском эволюционном учении. *237.*

[105] Повидимому, Мечников имеет в виду Balanoglossus, животное, долгое время являвшееся загадкой и относимое к червям. Сенсацию вызвало

доказательство Мечниковым (1869), что личинкой баланоглосса является торнария, считавшаяся личинкой какого-то неизвестного иглокожего (Мюллер, 1850). Ковалевский же показал (1866), что кишечнодышащие, к которым относится Balanoglossus, ничего общего не имеют с червями и близки к хордовым (наличие жаберных щелей), обладая в то же время чертами сходства с иглокожими. Поэтому их рассматривают теперь как наиболее примитивных хордовых животных. *237*.

ИССЛЕДОВАНИЯ О ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ПИЩЕВАРЕНИИ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

[106] «Исследования о внутриклеточном пищеварении у беспозвоночных» опубликованы были в журнале «Русская медицина» за 1884 г., № 3, 4, 5, 6. Однако еще раньше эта работа была напечатана по-немецки: «Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren» (Arbeiten aus dem Zoologischen Institut d. Univ. zu Wien, 1883, т. V, вып., 2, стр. 141—168 и 2 таблицы рисунков). Русский и немецкий тексты почти полностью совпадают (разночтения указаны в примечаниях), и поэтому мы не видели оснований заново переводить немецкую статью на русский язык. Кроме того, русский текст является скорее всего (см. примечания 125 и 128) авторизованным И. И. Мечниковым переводом. Рукописи этой работы, повидимому, не сохранилось. Иллюстрации не имело смысла воспроизводить, так как они частично повторяют иллюстративный материал «Лекций о сравнительной патологии воспаления». *241*.

[107] Под колониальными монадами здесь понимаются Volvox и родственные ему формы. *242*.

[108] Т. е. хоботка. *244*.

[109] Нематокаликсы обычно называются теперь нематофорами. *244*.

[110]. Крапивные капсулы именуются теперь стрекательными капсулами. *246*.

[111] Пример с яйцами животных, происходящими из эктодермы, по современным представлениям не вполне доказателен, так как половые клетки считаются элементами, возникающими, так сказать, вне определенных зародышевых пластов. *248*.

[112] Auricularia (аурикулярия) и Bipinnaria (бипиннария) — свободноплавающие личинки иглокожих, первая — голотурий, вторая — морских звезд. *251*.

[113] В немецком тексте далее следует описание процесса поглощения белковых шариков мезодермальными клетками аурикулярии, со ссылками

на рисунки. Приводим его здесь: «В качестве примера я могу привести изображенную на рис. 17—21 мезодермальную клетку. Из двух белковых шариков, которые плотно пристали к протоплазматическому телу одной веретеновидной, снабженной тонкими отростками клетки (рис. 17), один (верхний) был отброшен, другой же втянут внутрь. Для этой цели образовался толстый и тупой протоплазматический вырост (рис. 18), который постепенно окружил шарик (рис. 19) и затем препроводил его внутрь тела клетки (рис. 20). Попав туда, шарик стал изменять свою консистенцию (рис. 21); его контуры сделались гораздо бледнее, и под конец он почти полностью растворился». *251.*

[114] В немецком тексте далее следует: «На рис. 28 я изобразил такую наевшуюся до предела клетку из остатка личиночного тела Bipinnaria asterigera, приставшего к телу морской звезды; рис. 29 представляет другую мезодермальную клетку из того же источника, где вместо белковых шариков (из которых сохранился лишь один) содержится несколько пищеварительных вакуолей». *252.*

[115] Интересно отметить, что Мечников сам обратил внимание на эту забытую теперь работу Ганина по гистолизу при метаморфозе у насекомых, частично предвосхитившую его идею фагоцитоза. Однако детальное исследование гистолиза у личинок мух осуществил А. О. Ковалевский, под непосредственным впечатлением настоящей работы И. И. Мечникова, а может быть, и по прямому его совету. А. О. Ковалевский начал это исследование уже в 1884 г. и опубликовал его в трех работах на протяжении в 1886—1887 гг. *253.*

[116] Пагур — Pagurus, рак-отшельник. *257.*

[117] Ядра. *257.*

[118] Как известно из воспоминаний самого Мечникова, именно наблюдения и эксперименты над личинками морских звезд, описываемые здесь, натолкнули его на мысль о роли лейкоцитов в организме и привели к созданию им учения о фагоцитозе. Вот как описывает Мечников свои переживания во время этих опытов: «При наблюдении за жизнью подвижных клеток у прозрачной личинки морской звезды, меня сразу осенила новая мысль. Мне пришло в голову, что подобные клетки должны служить в организме для противодействия вредным деятелям. Чувствуя, что тут кроется нечто особенно интересное, я до того взволновался, что стал шагать по комнате и даже вышел на берег моря, чтобы собраться с мыслями. Я сказал себе, что если мое предположение справедливо, то заноза, вставленная в тело личинки морской звезды, не имеющей ни сосудистой, ни нервной системы, должна в короткое время окружиться полезными для нее подвижными клетками, подобно тому как это наблюдается у человека, занозившего палец. Сказано — сделано. В крошечном садике при нашем доме... я сорвал несколько розовых шипов и тотчас же вставил

их под кожу великолепных, прозрачных, как вода, личинок морской звезды. Я, разумеется, всю ночь волновался в ожидании результата и на другой день с радостью констатировал удачу опыта...» «Таким образом... совершился перелом в моей научной жизни. До этого зоолог — я сразу сделался патологом» («Мое пребывание в Мессине», 1908; перепечатано в «Страницах воспоминаний», стр. 74—75). *258.*

[119] См. об этом в «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» (стр. 538 и сл. этой книги). *260.*

[120] В немецком тексте — зооспермии. *262.*

[121] Бациллы проказы. Предположение Мечникова, конечно, совершенно произвольно. Палочка проказы, открытая Ганзеном в 1873 г., называется ныне Mycobacterium leprae и спор не образует. *264.*

[122] См. об этом в «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» (стр. 587 и сл. этой книги). *264.*

[123] Как известно, Мечникова одно время обвиняли в витализме на том основании, что он приписывал подвижным клеткам самостоятельную активность. См. ответ на эти обвинения в «Лекциях о сравнительной патологии воспаления» (стр. 645 этой книги). *267.*

[124] Это является важнейшим общебиологическим выводом, сделанным Мечниковым из его наблюдений над внутриклеточным пищеварением. В дальнейшем этот вывод позволил ему построить свою теорию паренхимеллы и происхождения многоклеточности (см. «Эмбриологические исследования над медузами»). *268.*

[125] В немецком тексте вместо «внутреннего зародышевого листка» стоит «энтодерма». Это указывает на дальнейшую редакционную работу, проделанную Мечниковым над русским текстом. *268.*

[126] Мечников имеет, вероятно, в виду работу 1879 г. «Spongiologische Studien» (Zeitschr. f.wiss. Zool., т. XXXII), где им сформулирована была впервые «теория паренхимеллы», на основании открытия в развитии губок стадии паренхимулы. В дальнейшем Мечников стал вместо термина «паренхимелла» применять термин «фагоцителла». *268.*

[127] «Теория целома», сформулирована О. и Р. Гертвигами (1879—1882 и позже) для объяснения происхождения полости тела и мезодермы путем выпячивания выростов энтодермы (т. наз. энтероцелия). Эта теория в значительной степени основана на наблюдениях Мечникова (1869, 1874) и Ковалевского (1871). *269.*

[128] В немецком тексте «Selbstheilung», т. е. *самоизлечение*. Повидимому, при переводе на русский язык немецкое слово было ошибочно истолковано как «Selbsttheilung». *269.*

[129] Здесь впервые Мечников прокламирует задачи сравнительной патологии, основанной на эволюционно-биологических подходах. *270.*

[130] Рива — небольшой городок на севере Италии (Южный Тироль), на берегу озера Гарда. *270.*

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД МЕДУЗАМИ

[131] «Эмбриологические исследования над медузами» опубликованы были отдельной книгой в Вене в 1886 г. (с отдельным атласом рисунков на 12 таблицах). Исследование это никогда на русский язык не переводилось. Настоящий полный перевод (Ю. И. Полянского) появляется на русском языке впервые. *273.*

[132] Очевидно, Мечников имеет в виду в основном «Исследования о внутриклеточном пищеварении у беспозвоночных» (1883). *273.*

[133] У Hydrozoa гонангиями называют одетых перидермом (гонотекой) особей колонии, отпочковывающих половое поколение (т. е. медуз) и носящих название бластостилей. Гонангий, таким образом, представляет собой бластостиль вместе с гонотекой. Гонофорами называют редуцированных медуз, не отделяющихся от колонии. *277.*

[134] Зародышевый пузырек и зародышевое пятно — старинные термины, употребляемые для обозначения ядра и ядрышка в яйцевой клетке. Они возникли еще тогда, когда клеточная природа яйцеклетки не была ясна, а клеточная теория не была сформулирована. *281.*

[135] Ковалевский по этому поводу пишет следующее: «Когда образовалось ротовое отверстие, ведущее в очень широкую полость, тогда края вокруг этого отверстия образуют первоначально простой загиб внутрь (рис. 11), причем обе кожи загибаются. Эти загнувшиеся части по своему виду и положению совершенно напоминают такое же загибание обеих оболочек при образовании желудка у актиний» (А. О. Ковалевский. Наблюдения над развитием Coelenterata. — Изв. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр., т. X, вып. 2, 1874, стр. 6).

Из этой цитаты видно, что речь идет о выстланном эктодермой начальном отделе гастроваскулярной системы актиний, которую Ковалевский называет желудком, но которую в современной анатомии кишечнополостных принято именовать глоткой. Мы сохраняем тем не менее терминологию Мечникова и Ковалевского. *288.*

[136] Под именем воднососудистой системы Мечников имеет в виду амбулякральную систему иглокожих. *289.*

[137] Предположение о принадлежности Lucernaria к высшим (сцифоидным) медузам, Acraspeda, оказалось совершенно правильным. Lucernaria относятся к особому отряду сидячих сцифоидных медуз. *292.*

[138] Под амбулякральными животными подразумеваются иглокожие (Echinodermata). *298.*

[139] К периоду, когда Мечников работал над эмбриологией кишечнополостных (70-е и 80-е годы прошлого столетия), относятся классические исследования О. Гертвига, ван Бенедена и Бовери над созреванием и оплодотворением яйцевой клетки. Собственные наблюдения Мечникова, как видно из материала этой главы, в основном подтверждают и дополняют упомянутые исследования. Хотя изучение этих процессов в работе, посвященной эмбриологии, и не составляло основной задачи Мечникова, тем не менее он уделил им значительное внимание. С большой точностью он описывает выделение направительных телец и оплодотворение, что, учитывая относительно примитивную микроскопическую технику того времени, требовало большой тонкости наблюдения и настойчивости. Мечников не рассматривает подробно некоторые внутренние процессы, связанные с созреванием и оплодотворением (редукция хроматина и т. п.), но очень точно изображает сближение мужского и женского ядер (пронуклеусов) при оплодотворении. *307*.

[140] Как известно, теперь всегда происходит слияние ядер яйца и семени. *311*.

[141] Выдвинутая почти одновременно Ру (1883), Гертвигом (1883) и Страсбургером (1884) «ядерная теория наследственности» пыталась использовать «теорию идиоплазмы» немецкого ботаника Нэгели. К ним присоединился Вейсман, усердно разрабатывавший фантастическую «теорию зародышевой плазмы» (1883 и позже). Все эти «теории» имеют в настоящее время чисто историческое значение. Однако полемика Мечникова против них включает некоторые стороны, представляющие интерес и с современной точки зрения. Все эти теории сходились в том, что одинаково допускали наличие в организме особого «вещества наследственности», именуемого Нэгели «идиоплазмой», а Вейсманом — «зародышевой плазмой». Мечников весьма скептически относится к этим спекулятивным и по сути дела антидарвинистическим построениям и выдвигает против них ряд возражений. *313*.

[142] Термины «анимальный» и «верхний» полюсы яйца и зародыша Мечников употребляет как синонимы. *315*.

[143] Сравнение ранних стадий развития кишечнополостных с другими типами, которое проводит Мечников, справедливо лишь частично. В начале 80-х годов XIX в. еще не были изучены детально разные формы так называемого спирального дробления, свойственного большинству кольчецов, брюхоногим моллюскам, а также некоторым низшим бесполостным червям (Polyclada). Позднейшие исследования конца XIX и начала XX в. (Вильсон и др.) показали, что у названных только что групп имеет место чрезвычайно характерное расположение бластомеров по спирали, создающее совершенно особый тип ранних стадий онтогенеза. Интересно отметить, что у некоторых медуз, как описывает Мечников

(см. стр. 321), на стадии восьми бластомеров последние располагаются в два этажа, по 4 бластомера в каждом. При этом бластомеры смещаются и получается характерная крестообразная фигура, в которой бластомеры одного ряда располагаются в промежутках между бластомерами другого ряда. Это расположение как раз характерно для аналогичной стадии при типичном спиральном дроблении. Таким образом, оказывается, что у некоторых медуз уже проявляются первые признаки того типа эмбрионального развития, который характерен для более высоко стоящих групп. Однако дальнейший ход развития медуз и форм с типичным спиральным дроблением существенно различен. *325.*

[144] Описываемый Мечниковым оригинальный процесс слияния бластул Mitrocoma Annae подтвержден дальнейшими исследованиями и послужил для некоторых выводов об «изопотенциальности» бластомеров бластулы гидроидных полипов (Кюн, 1913). Аналогичный процесс слияния на более поздних стадиях описан был А. О. Ковалевским (1873) у некоторых кораллов. *333.*

[145] Этот детально исследованный Мечниковым тип образования гаструлы именуется теперь обычно *униполярной иммиграцией. 340.*

[146] Интересно отметить, что Мечников называет обнаруженную им форму личинки паренхимеллой, а не паренхимулой, как принято сейчас. Очевидно, он не хотел следовать и в этом за Геккелем, который строго различал в терминологии эмбриональные формы (например, гаструла) от филогенетических, обычно гипотетических, взрослых форм (гастрея) (см. еще примечание 177). Дальнейшее различение «теории паренхимеллы», как филогенетической, от реальной эмбриональной стадии паренхимулы проведено, вероятно, помимо Мечникова, при изложении его теорий. *342.*

[147] О слиянии бластул см. примечание 144. В морфологии колоний гидроидных полипов принята следующая терминология: *гидрозомой* называют совокупность всех частей данной колонии; *гидрантом* — отдельную особь колонии, соответствующую одиночной пресноводной гидре; *гидроризой* — стелющиеся по субстрату корневидные выросты стволов колонии; *гидрокаулюсом* — отходящие от гидроризы стволы колонии, несущие гидрантов. *357.*

[148] Критические замечания Мечникова в отношении системы медуз Геккеля оказались в общем справедливыми. Современная система строится на учете гораздо большего числа признаков, чем принимал во внимание Геккель, и с учетом строения полипоидного поколения, на чем особенно настаивал Мечников. *366.*

[149] Среди гидроидных медуз часть видов обладает примитивными органами восприятия света (глазные пятна, ямки и глазные пузырьки), расположенными по краю зонтика. Они носят название Ocellata. Иначе

их называют антомедузами (Anthomedusae). Эти формы медуз в большинстве своем представляют собой половое поколение полипов, не имеющих вокруг гидранта теки (гидротеки) и объединяемых в группу Athecata (или Gymnoblastaea). Другие виды медуз обладают органами равновесия, также располагающимися по краю зонтика. Этих медуз называют Vesiculatae или лептомедузами (Leptomedusae.) Они в большинстве представляют собой половое поколение гидроидных полипов, имеющих гидротеку и объединяемых в группу Thecophora (или Calyptoblastaea). *369*.

[149a] Spadix—энтодермальный вырост в споросаке (мешковидном выпячивании стенки тела колониальных гидроидных полипов, в котором образуются половые клетки). *371*.

[150] Хотя Мечников излагает данные Ковалевского совершенно точно, тем не менее это не цитата. Остается не вполне понятным, почему Мечников эти фразы заключил в кавычки. *374*.

[151] *Метагенезом* называют такую форму чередования поколений, когда поколение, размножающееся половым путем, чередуется с поколением, размножающимся вегетативным путем. Типичный пример метагенеза дают некоторые гидроидные медузы. Метагенетические гидроидные медузы размножаются половым путем. Из их оплодотворенных яиц развивается полипоидное поколение, размножающееся вегетативным путем (почкованием), в результате чего обычно формируется колония гидроидных полипов. На колонии образуются особые почки, дающие начало свободноплавающим медузам. Не все представители класса Hydrozoa характеризуются той или иной формой метагенеза. Среди Hydrozoa имеется отряд Trachylina, у которых метагенез отсутствует. У этих медуз, называемых гипогенетическими, из оплодотворенных яиц развиваются вновь медузы и полипоидное поколение отсутствует. Среди высших медуз (Acalepha = Acraspeda = Scyphomedusae) у большинства форм также имеет место метагенез. Типичный пример: Aurelia aurita. Полипоидное поколение здесь называется сцифистомой. Но и среди высших (сцифоидных) медуз некоторые виды не имеют метагенеза, и у них из яиц сразу развивается не сцифистома, а медуза. Пример: Pelagia noctiluca, развитие которой подробно изучено Мечниковым.

Сложная картина чередования поколений и смены форм размножения кишечнополостных выяснялась постепенно в течение середины XIX в. История этого изучения подробно излагается Мечниковым во «Введении» к настоящей работе. *375*.

[151a] Velum — «парус», двуслойная мускулистая перепонка, свисающая по краю колокола гидроидных медуз и обеспечивающая их движение. *378*.

[152] Своеобразный *процесс миграции амебоидных половых клеток* у Cunina окончательно выяснен был лишь Щелкановцевым (1906). Как

он установил, эти амебоидные клетки не являются неоплодотворенными половыми клетками, а клетками зародыша, возникающего в результате нормального процесса оплодотворения. У такого зародыша на стадии двух бластомеров происходит своеобразная дифференциация: один из бластомеров развивается в дальнейшем в зародыш, другой же приобретает характер амебоидной клетки, охватывает зародыш и активно перетаскивает его в ткани материнского организма. Такая амебоидная клетка получила название *фороцита*. Мечников, следовательно, неправильно применяет термин «спорогония» к своеобразной форме размножения и развития, наблюдаемых у медуз Cunina, которые он подвергает подробному исследованию. Вот почему термин «спорогония» в отношении развития медуз в настоящее время не применяется. Он получил иное значение. В современной зоологии спорогонией обычно называют формирование спор или аналогичных им образований у простейших (Protozoa), происходящее в результате развития зиготы (т. е. оплодотворенной половой клетки). При чтении дальнейшего текста, где Мечников подробно описывает судьбу «странствующих клеток», все это надо иметь в виду. *399.*

[153] В исследовании Мечникова описание кариокинеза играет, как он и сам это подчеркивает, подчиненную роль, лишь как средство изучения эмбриональных процессов. В период, когда Мечников работал над своей монографией (конец 70-х и начало 80-х годов), были опубликованы классические исследования Чистякова (1874), Страсбургера (1875), Перемежко (1879), Флемминга (1879—1882), ван Бенедена (1883—1884) и других над кариокинезом растительных и животных клеток. Мечников описывает главным образом картину внешних изменений, претерпеваемых ядром и клеткой в процессе кариокинеза, и хотя от него ускользнули многие детали тонких процессов, которые приводят к формированию и преобразованию хромосом, все же он обнаружил их в виде «удлиненных» «бациллоподобных» телец. *402.*

[154] *Отопорпами* у медуз называют утолщения эктодермы края зонтика, имеющие вид коротких шнуров, расположенных радиально между основанием щупалец. В состав отопорпы входит большое количество стрекательных клеток, за счет которых в основном и образуется отопорпа. *411.*

[155] Мечникову удалось раскрыть основные этапы сложного жизненного цикла Cunina proboscidea, относящихся к группе Narcomedusae, включающего паразитические стадии в гастроваскулярной системе и характеризующегося наличием своеобразной питающей клетки. Однако некоторые звенья этого жизненного цикла (судьба паразитического поколения медуз и их потомства) остались им неизученными. С тех пор появилось несколько работ, посвященных изучению эмбрионального развития и жизненного цикла различных Narcomedusae (Вольтерек, 1905; Щелкановцев, 1906; Бигелоу, 1909, и др.). Однако и до сих пор

еще жизненные циклы разных представителей этой группы гидроидных медуз изучены далеко недостаточно. Позднейшими авторами подтверждено, что Мечников совершенно точно описал основные стадии развития Cunina proboscidea. Разные виды Narcomedusae характеризуются, повидимому, циклами разной степени сложности. Некоторые виды лишены паразитических стадий. Из яйца развивается личинка планула, превращающаяся в актинулоподобную форму, в свою очередь дающую начало медузе. У других видов (например, у Cunocthanta octenaria) планула дает начало двущупальцевой личинке, переходящей к эктопаразитизму на нижней стороне зонтика или на ротовом стебельке разных гидроидных медуз. Личинка приступает к почкованию и дает медуз. Наконец, у Cunina proboscidea (а также у Pegantha smaragdina, по Бигелоу) цикл усложняется, как мы видели из изложения Мечникова, эндопаразитизмом в теле матери, своеобразной формой развития с питающей клеткой (фороцитом и наличием двух морфологически различных медузоидных поколений). Это второе поколение медуз дает половым путем начало следующему поколению актинулоподобных личинок, паразитирующих в гастроваскулярной полости некоторых трахимедуз (Geryonia, Liriope и др.). Здесь они образуют обильно почкующиеся столоны, почки которых превращаются в дефинитивное поколение медуз. Многие стороны этого процесса изучены еще совершенно недостаточно. В частности, развитие половых клеток и процесс оплодотворения не описаны сколько-нибудь полно. *411.*

[156] Перевод латинского изречения: «Развитие, которое претерпевает с раннего возраста животное, соответствует развитию, которое полагают наблюдаемым в ряду животных». Перевод, даваемый самим Мечниковым, см. на стр. 66 этой книги. Как мы уже указывали (примечание 32), это изречение принадлежит И. Ф. Меккелю-младшему и дано в латинской формулировке К. Бэра (1823). *417.*

[157] См. русский перевод схолия V: К. М. Бэр. История развития животных, т. I, Л., 1950, стр. 286 и сл. *417.*

[158] Мечников, вероятно, пользовался русским переводом статьи Спенсера по Собранию сочинений в семи томах, издание Тиблена. Поэтому мы и даем цитату Спенсера по этому изданию (т. I, 1866, стр. 434). *418.*

[159] Известный английский буржуазный философ и социолог Герберт Спенсер (1820—1903) признавал вслед за Дарвином эволюцию органического мира в противоположность учению о неизменности живой природы и постоянстве видов. В этом можно усмотреть некоторые прогрессивные элементы его взглядов. В целом же Спенсер — типичный буржуазный идеолог, агностик-позитивист. Развивал «органическую теорию», согласно которой человеческое общество подобно организму. Правительство он сравнивал с головою, рабочий класс — с конечностями,

всецело подчиняющимися голове, и т. д. Подобное грубое механистическое уподобление общества организму приводило Спенсера к реакционным выводам о закономерности и неизбежности капиталистической эксплоатации, «невозможности социализма» и революции. К этим глубоко ошибочным и неприемлемым взглядам Спенсера и относится фраза Мечникова о сравнении зародышевых листков со «слоями» человеческого общества. *418.*

[160] Мечников имеет в виду специальное исследование А. Вейсмана о развитии мух, опубликованное в 1864 г. О впечатлении, которое произвела эта работа в Германии в момент ее сообщения на съезде немецких естествоиспытателей (1864), Мечников очень интересно вспоминает в своей статье об А. О. Ковалевском (1902). Там он, между прочим, пишет: «Работа Вейсмана была выполнена необыкновенно тщательно и изложена очень подробно. Главный ее вывод сводился к тому, что насекомые развиваются по совершенно своеобразному типу и что немыслимо проводить какую бы то ни было параллель между эмбриологией этих суставчатоногих и развитием позвоночных. Вейсман особенно налег на то, что образования, которые были ранее признаны у зародышей насекомых соответствующими зародышевым пластам высших животных, не имеют ничего общего с ними» (И. И. Мечников. «Страницы воспоминаний», М., 1946, стр. 22). *419.*

[161] Это сопоставление направления идей молодого Вейсмана и его единомышленников (Мечников упоминает еще в названной в примечании 160 статье Гегенбаура и Лейкарта) крайне симптоматично. Оно показывает, насколько развитие идей Вейсмана и многих других немецких ученых было еще связано историческими корнями с немецкой идеалистической натурфилософией, не чуждавшейся теории типов Кювье. Это не могло не отразиться на всем дальнейшем развитии идей Вейсмана и созданного им реакционного направления — вейсманизма. *419.*

[162] Обе цитаты из Ф. Мюллера приводятся нами по новейшему русскому переводу И. И. Ежикова (см. примечание 89), стр. 149 и 151. *420.*

[163] Подчеркивая большое значение Ф. Мюллера для внедрения филогенетического принципа в сравнительную эмбриологию, Мечников обходит полным молчанием «основной биогенетический закон» Геккеля, формулированный через несколько лет после Ф. Мюллера (1866, 1868 и особенно 1872 и 1874, где впервые появляется название «закона»). В этом проявляется не только желание восстановить приоритет предшественников Геккеля (в том числе А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова), но и резко критическое отношение к чересчур обобщенным, поспешным и необоснованным, по мнению Мечникова, концепциям Геккеля (см. еще примечания 97, 100, 165, 177). *420.*

[164] О разногласиях по эмбриологическим вопросам между А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым см. В. А. Догель. А. О. Ковалев-

ский, Л., 1945, стр. 40—45, и примечания А. Е. Гайсиновича в «Страницах воспоминаний» И. И. Мечникова (стр. 196—197 и 220). *422*.

[165] Таким образом, Мечников недвусмысленно доказывает, что «новое сравнительно-эмбриологическое направление» возникло из работ А. О. Ковалевского и его собственных, непосредственно связанных с идеями Фрица Мюллера. Роль же Геккеля, уже тогда начавшего заслонять своими эффектными и широко идущими декларациями и обобщениями работы конкретных и точных исследователей, отодвигается Мечниковым на более поздний период и ставится в более узкие рамки «теории гастреи». И если он ставит все же на первое место «немецких исследователей», то это продиктовано как известными соображениями «такта», так и тем, что здесь он говорит уже о *дальнейшей* разработке нового направления. *423*.

[166] Перевод французской цитаты: «Мы называем энтодермой слой или покрытое клеточное скопление, каковы бы ни были в конце концов происходящие из него ткани». *423*.

[167] Водонососудистой системой Мечников называет выделительную систему низших бесполостных червей, которую в настоящее время обычно обозначают термином «протонефридиальная». *425*.

[168] Позднейшие работы по систематике и морфологии жгутиконосцев (Mastigophora s. Flagellata) показали, что Мечников был прав, когда указывал, что снабженных у основания жгутика воротничком жгутиконосцев нельзя противопоставлять другим группам этого класса простейших. В 80-х годах прошлого столетия и до недавнего времени жгутиковых, обладающих протоплазматическим воротничком, выделяли обычно в самостоятельный отряд Choanoflagellata. Однако в дальнейшем выяснилось, что по своему строению они, кроме наличия воротничка, мало чем отличаются от других представителей низших групп жгутиконосцев. Что касается до самого протоплазматического воротничка, то и он является непостоянным признаком. Воротничок представляет собой тончайший вырост протоплазмы, который, в зависимости от физиологического состояния простейшего, может втягиваться внутрь клетки, а затем образовываться вновь. В современной систематике Mastigophora, воротничковых жгутиконосцев, обычно относят к отряду Protomonadina и к семейству Craspedomonadidae. *426*.

[169] Очевидно, Мечников имеет в виду в основном свои исследования над внутриклеточным пищеварением у беспозвоночных (1880—1884). *433*.

[170] Взгляд на Trichoplax, как на форму до известной степени переходную и промежуточную между простейшими и многоклеточными, в настоящее время должен быть оставлен. Как показали некоторые работы, опубликованные еще в начале текущего столетия (Крумбах, 1907, и др.), Trichoplax является ползающей личинкой типа планулы, принадлежащей медузе (вероятно, согласно Крумбаху, медузе Eleutheria). Поэтому

становится вполне понятным, почему упоминаемые Мечниковым поставленные им опыты по питанию Trichoplax не увенчались успехом. Личиночные стадии медуз (планулы) самостоятельно не воспринимают пищи. *438.*

[171] Мечников обозначает гравированными рисунками (вернее, «гравюрами на дереве» — Holzschnitt) иллюстрации, помещенные в тексте, в отличие от рисунков на литографированных таблицах в атласе. *440.*

[172] Protospongia (или, как ее позже переименовали, Proterospongia) Haeckeli Kent, эта колония воротничковых жгутиконосцев, которой Мечников и многие другие крупные биологи придавали очень большое филогенетическое значение, в действительности оказалась одним из зоологических «недоразумений». Эксперименты по регенерации губок, произведенные сначала Дж. Гексли (I. S. Huxley, 1921) и позднее проверенные Дюбоском и Тюзэ (O. Dubosq et O. Tuzet, 1937), показали, что при этих опытах можно получить регенераты («corps de restitution»), имеющие совершенно иную форму, чем нормальные губки и похожие на колонию воротничковых жгутиконосцев. Они могут иметь форму небольших плотных шариков, периферические клетки которых обладают жгутиком и следами воротничка. Намекая на Proterospongia, Гексли пишет, что эти шарики не имеют никакого отношения к вопросу о филогении губок. Итак, надо думать, что Proterospongia, которую со времени нашедшего ее Севиля Кента (1880) никто больше не видел, представляет собой не особый вид простейших, а зоологический артефакт. *441.*

[173] См. в настоящем издании стр. 264. *447.*

[174] Мы приводим точную цитату из русской работы (стр. 9), несколько отличающуюся от даваемого Мечниковым немецкого перевода. 451.

[175] В связи с учением о фагоцителле Мечников затрагивает проблему происхождения низших червей, отношения их к кишечнополостным и кратко обсуждает вопрос о примитивности бескишечных турбеллярий (Acoela). Мечников высказывается в пользу примитивности Acoela и наличия филогенетической связи их с фагоцителлой. Эти вопросы, для решения которых в 70-х и начале 80-х годов прошлого столетия еще не было достаточных ни сравнительно-анатомических, ни эмбриологических данных, оживленно дискутировались в зоологической литературе в конце XIX и в начале XX в. Точку зрения Мечникова подробно аргументировали и развили дальше Гатчек и Графф. В противоположность этой теории, в конце XIX в. Лангом была разработана теория о филогенетической связи ветвистокишечных турбеллярий (Polyclada) с ползающими гребневиками (типа Coeloplana). При этом Acoela рассматривалась как боковая и вторично измененная в сторону упрощения организации ветвь. Не вдаваясь в подробное рассмотрение этой сложной филогенетической проблемы, укажем лишь, что за последние два десятилетия накопился значительный материал, который заставляет многих исследователей все

больше склоняться в сторону взглядов Мечникова — Гатчека — Граффа и отходить от теории Ланга. В частности, среди советских зоологов эти взгляды Мечникова разделяются В. Н. Беклемишевым. *452.*

[176] Мечников под *выделением* в данном случае подразумевает выбрасывание наружу непереваренных остатков пищи, т. е. дефекацию. Мы сохраняем терминологию Мечникова, хотя она и не является физиологически вполне удачной. *454.*

[177] Таким образом, Мечников настойчиво называет филогенетическое направление Геккеля и его последователей — «антигенеалогическим» (см. еще стр. 228 и сл.). Он считает, что теория гастреи, построенная на основе универсализации явления гаструляции путем инвагинации для всего животного мира, является необоснованным переносом типов развития высших животных на низших; это определяет и неправильное толкование понятия зародышевых листков. Интересно отметить также, что Мечников отказывается применять даже терминологию Геккеля, и поэтому везде вместо «филогении», «филогенетического» говорит о «генеалогии», «генеалогическом» (см. еще примечание 146). В этих расхождениях между Мечниковым и Геккелем играли известную роль и личные мотивы, а именно замалчивание Геккелем противоречащих ему теорий Мечникова, быть может вызванное резкой критикой Мечниковым научных ошибок и необоснованных допущений Геккеля. Все это надо иметь в виду теперь, когда для нас уже стерлось это различие в направлениях и геккелевское направление мы привыкли считать столь же истинно филогенетическим, как и глубокие обобщения И. И. Мечникова. 455.

ЛЕКЦИИ О СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПАТОЛОГИИ ВОСПАЛЕНИЯ

[178] Свои наблюдения над паразитизмом ацинет, или сосущих инфузорий, паразитирующих внутри туфелек (Paramaecium), Мечников опубликовал в 1863 г. одновременно в «Записках Академии Наук» (т. IV, кн. 2, стр. 149—151) и по-немецки в «Archiv für Anatomie und Physiologie» (1864). Мечников был первым ученым, проследившим весь жизненный цикл сосущих инфузорий Sphaerophrya, начиная с выхода ее зародышей из тела Paramaecium и вплоть до заражения зародышем другой особи туфельки. 485.

[179] Как мы уже указывали в статье (стр. 705), Мечников еще не мог полностью оценить важнейшей роли нервной системы в патологических процессах у высших животных и человека. Эта роль стала очевидной лишь в результате новейших исследований советских физиологов и патологов, противопоставивших реакционной механистической концепции целюлярной патологии Вирхова традиции физиологи-

ческого направления И. М. Сеченова, С. П. Боткина и И. П. Павлова. Все же следует отметить, что и Мечников в дальнейшем изложении подчеркивает «первенствующую роль чувствительности» и нервной системы в воспалительных процессах. См. подробнее нашу статью. *486.*

180 «Четыре фактора воспаления»—боль, жар, краснота, опухоль— были сформулированы еще римским врачом Корнелием Цельсом (I в.н.э.). *491.*

181 Приведенное в тексте название Actinophrys, очевидно, является результатом описки, вместо названия Actinosphaerium, которое дано в примечании к данной странице. Солнечник Actinosphaerium многоядерный, тогда как Actinophrys имеет всего одно ядро. *494.*

182 Хавкин (1890), давший подробную работу о паразитах ядра инфузории-туфельки, относит их к роду Holospora, содержащему три разных вида. По характеру своего размножения эти паразиты, по мнению Хавкина, а также Фивейской (1929), представляют собою не типичных бактерий, но формы переходные между бактериями и дрожжевыми грибками. *499.*

183 Vampyrella, которых Мечников относит к паразитическим инфузориям, по современной классификации принадлежат к классу саркодовых (Sarcodina), к подклассу корненожек (Rhizopoda). Это амебоидные организмы, проникающие внутрь клеток различных водорослей и питающиеся их содержимым. *504.*

184 Говоря о паразитах одноклеточных организмов, Мечников не затронул вопроса о паразитах одноклеточных стадий Metazoa, т. е. о паразитах яиц. Между тем было бы чрезвычайно интересно рассмотреть с мечниковской точки зрения взаимоотношения, существующие между паразитами яиц и яйцевой протоплазмой. *505.*

185 Термин «химиотаксия» в настоящее время заменен равнозначным ему термином «хемотаксис», или «хемотропизм». *509.*

186 На последних страницах этой главы Мечников устанавливает принципиальное различие между животными и растениями в отношении их борьбы с болезнетворными микробами и паразитами. Растения способны, по Мечникову, лишь к пассивной обороне, к защите посредством утолщенных клетчатковых оболочек и образующихся вокруг паразитов клеточных «капсул», облекающих и замуровывающих паразитов. Животные же, помимо этого способа борьбы, обладают и наступательными средствами в виде армии фагоцитов, активно разрушающих болезнетворных агентов. Типичные картины воспаления связаны с наличием фагоцитов, а потому и отсутствуют у растений. Однако следует иметь в виду, что у растений в дальнейшем также были установлены явления физиологического иммунитета как естественного, так и приобретенного. Иммунология растений в настоящее время энергично разрабатывается и имеет большое практическое значение. *516.*

[187] См. в настоящем издании стр. 446—450. *518*.

[188] О значении Protospongia см. примечание 172. *519*.

[189] Везде, где говорится о цилиндрическом эпителии, слова «эктодерма», «эктодермический» надо заменить словами «энтодерма», «энтодермический», так как здесь и в дальнейшем в текст Мечникова вкрались явные опечатки. *520*.

[190] В настоящее время большинство исследователей считает, что все пищевые частицы захватываются цилиндрическими энтодермальными клетками. У известковых губок, у которых энтодермальные клетки достаточно крупны, часть пищи в них и переваривается, остальная же часть передается этими клетками мезодермальным фагоцитам. У остальных губок, у которых клетки энтодермы очень мелки, вся пища поступает от них фагоцитам и, таким образом, все пищеварение происходит в фагоцитах мезодермы (хотя пища первоначально захватывается и цилиндрическими клетками). *521*.

[191] Наличие у губок особых преформированных выделительных отверстий в форме кратеров с мускулистыми стенками в настоящее время опровергается. *521*.

[192] Употребленное Мечниковым по отношению к отложенным внутрь губок яйцам червей и ракообразных выражение «нахлебники» является не вполне подходящим. Здесь правильнее говорить, по современной терминологии, о «квартирантах», так как указанные яйца используют тело губок лишь как убежище, но не как источник пищи. *526*.

[193] Мечников полагал, что фагоцитарную мезенхиматозную роль у гидры играют только энтодермальные клетки. Однако более поздние исследования показали, что среди опорных эпителиальных клеток гидры лежат группы небольших «интерстициальных», или промежуточных, клеток, которые, повидимому, носят характер своеобразной мезенхимы. Они считаются клетками, сохранившими эмбриональный недифференцированный характер, и напоминают многих фагоцитов (археоцитов) губок. Эти-то именно интерстициальные клетки, усиленно размножаясь, играют наибольшую роль при почковании, восстановлении после нанесенных гидре повреждений и т. д. Таким образом, современные данные еще более подтверждают представления Мечникова о необычайно широком распространении мезенхиматозных фагоцитов во всем животном царстве. *531*.

[194] См. в настоящем издании стр. 244—246. *531*.

[195] См. в настоящем издании стр. 241 и сл. *535*.

[196] В настоящее время признается, что первоначальная обработка пищи, попавшей в кишечник Coelenterata (у актиний, сцифомедуз), протекает в просвете кишки, экстрацеллюлярно, при помощи ферментов (протеазы, липазы), выделяемых железистыми клетками кишечного эпителия. Лишь после этой обработки обращенная в состояние жидкой кашицы

пища поглощается клетками энтодермы и окончательно переваривается интрацеллюлярно. Таким образом, у высших кишечнополостных мы наблюдаем до известной степени переход от внутриклеточного пищеварения к внеклеточному. *536.*

[197] Упоминаемые в тексте «микробы Pébrina» относятся к споровикам из отряда Microsporidia. Собственно «пебриной» называется массовая болезнь шелковичных червей в их взрослой стадии, т. е. тутового шелкопряда, вызываемая микроспоридией Nosema bombycis. Эта болезнь наносит большой вред и в свое время являлась серьезной угрозой для всего шелководства Франции и Италии, пока Пастеру не удалось выработать эффективные меры борьбы с пебриной. В случае, который разбирается Мечниковым, дело идет, повидимому, о каком-то представителе микроспоридии из рода Glugea. *539.*

[198] Фраза о «pseudonavicellae» построена так, что можно подумать, будто споры и pseudonavicellae суть различные образования. На самом деле они идентичны, так как споры грегарии в 80-х годах XIX в. именовались «псевдонавицеллами». *540.*

[199] Следует отметить, что оболочка, образующаяся вокруг полостных и тканевых гельминтов, далеко не всегда образуется за счет защитных выделений паразита, но нередко представляет собой реактивную соединительнотканную капсулу, образованную тканями хозяина, в которой могут со временем отлагаться известковые соли (ср. у трихины и др.). *542.*

[200] Под «безголовыми моллюсками» Мечников, очевидно, здесь подразумевает класс пластинчатожаберных (Lamellibranchia) или двустворчатых современной зоологической системы. *546.*

[201] См. в настоящем издании стр. 258. *548.*

[202] Flacherie, или фляшерия,— инфекционное заболевание многих вредных и полезных (шелковичный червь) насекомых, вызываемое, по мнению Провачека (1907), особой группой микроскопических организмов, напоминающих бактерий, которой он дал наименование класса Chlamydozoa. В настоящее время как сама группа, так и этиология фляшерии вызывают большие сомнения. Возможно, что мы имеем здесь дело с вирусным заболеванием. *556.*

[203] Утверждение Мечникова о способности лейкоцитов превращаться в неподвижные клетки соединительной ткани, противоречившее, по его словам, почти единогласному мнению современных ему патологов, вполне подтвердилось более поздними исследователями (см. сведения об этом в «Очерках эволюционной гистологии крови и соединительной ткани» Заварзина, вып. 1, 1945). *571.*

[204] См. в настоящем издании стр. 255. *581.*

[205] *Жеквирити* — то же, что абрин, ядовитое вещество (смесь альбумозы и параглобулина) из семян индийского или южноамери-

канского бобового растения четочника (Abrus precatorius). По своему физиологическому действию абрин напоминает змеиный яд. Употребляется в офтальмологии. *582*.

[206] В издании 1892 г. фиг. 54 и 55 были цветными и окрашенные везувином мертвые палочки сибирской язвы изображены были в коричневом цвете. В нашем издании они соответственно черные. В дальнейшем Мечников использовал для этих целей нейтральную краску по Эрлиху, позволившую определять реакцию среды в поглотившем бактерии фагоците. См. об этом подробнее «Невосприимчивость в инфекционных болезнях», СПб., 1903, стр. 188 и сл. *588*.

[207] В дальнейшем было установлено наличие в лейкоцитах двух протеолитических ферментов, липазы и других. *589*.

[208] Стенки сосудов самого зародыша образуются у рыб за счет мезодермы сомитов, а именно за счет так называемых промежуточных масс мезодермы каждого сомита: эти метамерные промежуточные массы разрастаются, сливаются и дают ствол аорты и кардиальные вены. Сосуды желточного мешка образуются у костистых рыб за счет мезенхимных клеток, пролиферируемых краями обрастающего желточный мешок бластодиска. *598*.

[209] По Арнольду, stigmata — точечные отверстия между клетками эндотелия, которые под влиянием раздражения расширяются в stomata — устьица. Эти образования в настоящее время считаются артефактами, возникающими при изготовлении препарата. *599*.



ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ*

Агассиц А. (A. Agassiz) 285, 295, 364, 366, 368, 387.
Агассиц Л. (Агасси; L. Agassiz) 107, 230, 285, 388, 389, 417, 419, 755.
Андрес (Andres) 246.
Антонович М. А. 707—708.
Арнольд (Arnold) 591, 599, 787.
Аскенази (Askenasy) 113—115, 117, 167.
Афанасьев В. А. 618.
Аш (Asch) 600.

Бакунин М. А. 684.
Бальбиани (Balbiani) 494, 498, 555, 558.
Бальфур (Balfour) 249, 265, 266, 269, 296, 310, 425, 434, 435, 445—446, 450, 451.
Бардах Я. Ю. 619.
Бари, де (de Bary) 516, 556.
Барруа (Barrois) 274, 325.
Баумгартен (Baumgarten) 616, 617, 646.
Безредка А. М. 704, 725.
Бекетов А. Н. 684.
Беклемишев В. Н. 698, 783.
Бенеден, ван (van Beneden) 285, 294, 311, 313, 423, 775, 778.
Берг Л. С. 766.
Берг Р. (Bergh) 310.
Бердон-Сандерсон (Burdon-Sanderson) 646.
Беринг Э. (E. Behring) 630—631, 632, 701.
Бернар К. (C. Bernard) 679.
Бертло М. (M. Berthelot) 679
Бигелоу (Bigelow) 778—779.
Биллье (Billiet) 550.
Биль (Beal) 300, 311, 333, 335, 398, 408.
Бинц (Binz) 605.
Бишоф Т. (T. Bischoff) 710.
Блохман (Blochmann) 453.
Блуменбах (Blumenbach) 29.
Бобрецкий Н. В. 325.
Бовери (Boveri) 775.
Бокль (Бёкль; Buckle) 655, 679.
Боллингер (Bollinger) 584.
Бонди (Bondi) 607.
Бонне Ш. (Bonnet) 12—16, 17, 18, 19, 20, 28, 29, 57, 742.
Борде (Bordet) 582, 583, 585, 605, 606, 607, 608, 614.
Борель (Borel) 626.
Бори де С.-Венсан (Bory de Saint-Vincent) 51.
Борн (Born) 323.

* В указатель включены все имена, упоминаемые в книге, за исключением фамилий авторов работ о Мечникове приведенных в перечне литературе. Иностранные имена даны в общепринятой русской транскрипции; отступления от них, встречающиеся у Мечникова, приводятся в скобках

Боткин С. П. 667, 705, 764.
Брандт (Brandt) 494.
Брауер (Brauer) 222, 223, 229, 230.
Бро (Brault) 489, 626.
Бронн (Bronn) 188—189, 190—193, 195, 209—210, 655, 670, 718, 764.
Брукс В. (W. Brooks) 294.
Бруннер фон-Ваттенвиль (Brunner von Wattenwiel) 141, 142.
Бруно-Гофер (Bruno-Hofer) 493, 497, 588.
Буане (Boinet) 626.
Бунзен Р. (R. Bunsen) 679.
Брумейстер (Burmeister) 77.
Бутлеров А. М. 677.
Бухнер Г. (H. Buchner) 269, 491, 582, 583, 584, 614, 631.
Буш (Busch) 283, 285, 331.
Бушар (Bouchard) 614.
Бэкер (Baker) 148.
Бэр К. М. 16, 63—64, 65—71, 188, 189, 190, 193, 194, 225, 417, 667, 750, 751, 779.
Бюффон (Buffon) 15, 19—25, 27, 28, 32, 34, 38—41, 45, 51, 55—56, 57, 59, 60, 69, 71, 79, 82, 103, 133, 152, 744, 745.
Бюхнер Л. (L. Büchner) 80—81, 679, 680.
Бючли (Бютчли; Bütschli) 425, 426, 427, 428, 435—439, 446, 447, 450, 498, 601, 544.

Вааген (Waagen) 767.
Вагнер (Wagner) 63—64.
Вагнер (Wagner) 590.
Вагнер М. (M. Wagner) 122—124, 755.
Вагнер Р. (R. Wagner) 280.
Вальдейер (Waldeyer) 402, 603.
Вальденбург (Waldenburg) 514.
Вальяр (Vaillard) 632.
Введенский Н. Е. 705.
Вейгерт (Weigert) 490, 623.
Вейнберг (Weinberg) 735.
Вейсман А. (A. Weismann) 116—117, 124—125, 166, 246, 415, 419, 645, 964, 710—711, 716, 748, 756, 767, 780.
Вейсс (Weiss) 256.
Виалланес (Viallanes) 273.
Вильсон Э. (E. Wilson) 349, 775.
Вирхов Р. (R. Virchow) 486, 487, 489, 490, 515, 635—636, 638, 770, 784.
Вольтерек (Woltereck) 778.
Вольф К. Ф. (C. F. Wolff) 745.
Высокович В. К. 601.

Габричевский Г. Н. 582, 641, 651.
Габричевский Е. Г. 762.
Гаевская Н. 764.
Гайсинович А. Е. 686, 781.
Гамалея Н. Ф. 612, 725.
Гаман (Hamann) 294, 296, 330, 353, 354.
Ганзен (Hansen) 773.
Ганин М. С. 253, 421, 431, 772.
Ганштейн (Hanstein) 495.
Гарвей В. (W. Harvey) 10.
Гарибальди (Garibaldi) 680, 684.
Гартинг (Harting) 728.
Гачек (Гатчек; Hatschek) 267, 325, 782, 783.
Гегенбаур (Gegenbaur) 225, 283—284, 303, 309, 387, 390—391, 394, 412, 780.
Геддес (Geddes) 257.
Геер О. (O. Heer) 150.
Гейдер (Heider) 435, 438, 450.
Гейкертингер (Heikertinger) 762.
Геккель Э. (E. Haeckel) 57, 59, 73, 76, 227—236, 250, 256, 285, 290, 291, 315, 365, 366, 387, 388,

391, 392, 393, 395, 410, 423, 430—431, 518, 546, 695, 696, 712, 724—725, 729, 750, 751, 769, 770, 776, 780, 781, 783.
Гексли Дж. (J. S. Huxley) 782.
Гексли Т. (T. H. Huxley) 225, 284, 418, 420.
Гельмгольц Г. (H. Helmholtz) 607, 609.
Гензель (Hensel) 226.
Герд А. П. 732.
Геринг (Hering) 604, 607.
Герман (Hermann) 550.
Гертвиг (Hertwig) 614.
Гертвиг О. (O. Hertwig) 269, 300, 303, 306, 307, 308, 310, 311, 312—313, 323, 394, 407, 409, 410, 411, 430, 773, 775.
Гертвиг Р. (R. Hertwig) 269, 300, 394, 407, 409, 410, 411, 430, 773.
Герцен А. И. 678, 684.
Герштекер (Gerstaecker) 765.
Гесс (Hess) 588.
Гете (Гёте; W. Geothe) 55—59, 60, 65, 67, 750.
Гетте А. (A. Geotte) 291, 292, 423, 436, 451.
Гис В. (W. His) 31, 745.
Гильгендорф (Hilgendorf) 767.
Глей (Gley) 612, 613, 614.
Годри (Gaudry) 199.
Голубев А. Е. 599.
Гольбах (Holbach) 34—35, 747.
Горовиц-Власова Л. В. 725.
Гофмейстер (Hofmeister) 586.
Гоффман (Hoffmann) 755.
Гоэр (Hoyer) 286.
Гравиц (Grawitz) 490, 593.
Грам (Gram) 621.
Графф (Graff) 452, 782—783.
Грей Аза (Asa Grey) 755.
Гренахер (Grenacher) 421.
Греффе (Gräffe) 274.
Грисбах (Griesbach) 546.
Гроббен (Grobben) 538.
Гукер (Hooker) 207.

Давиташвили Л. Ш. 755, 769.
Даламбер (д'Аламбер; d'Alembert) 35.
Далиель (Dalyell) 280, 283, 284.
Данилевский К. 611.
Данилевский Н. Я. 763.
Дарвин Фр. (F. Darwin) 752.
Дарвин Ч. (C. Darwin) 32, 33, 46, 53—54, 68, 78, 79, 82, 83, 88—105, 106, 109, 113, 115, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 126, 128—142, 144—145, 149, 150, 152, 154, 157, 161, 163, 164, 165—169, 171, 172, 175, 176, 178, 182—184, 186, 187—188, 195, 196, 209, 212—214, 216—220, 419, 485, 655—672, 675, 679, 688, 707—710, 714—715, 718, 721, 727, 736, 741, 750, 652, 753, 754—755, 761, 762, 763, 765, 767, 768.
Дарвин Э. (E. Darwin) 32, 747.
Дезэй (Deshayes) 51—52.
Декарт (Descartes) 19.
Делаж (Delage) 452, 699.
Дельпино (Delpino) 173.
Диатроптов П. Н. 725.
Дидро (Diderot) 34.
Диссельгорст (Disselhorst) 605.
Дженкин Ф. (F. Jenkin) 763.
Добелл (Dobell) 724.
Добролюбов Н. А. 678, 682—683, 687.
Догель В. А. 764, 780.
Додэн (Daudin) 168.
Дорн А. (A. Dohrn) 122, 206, 274, 756.

Драше (Drasche) 325.
Дюбоск (Dubosq) 782.
Дюбуа-Реймон (Дю-Буа-Рэмон; Du Bois Reymond) 75, 679, 728.
Дюжарден (Dujardin) 282.
Дюро-де-ла Малль (Dureau de la Malle) 154.
Дюма (Dumas) 279, 679.

Егер (Jäger) 167.
Ежиков И. И. 780.

Жиар (Giard) 550, 744.
Жоффруа Сент-Илер И. (Жофруа Сент-Илер; I. Geoffroy-Saint-Hilaire) 24, 52—53, 68, 744, 749.
Жоффруа Сент-Илер Э. (Жофруа Сент-Илер; E. Geoffroy Saint-Hilaire) 45—49, 50, 51, 53, 54, 72, 80, 82, 108, 656, 749.
Жюлен (Julin) 423.

Заболотный Д. К. 725.
Заварзин А. А. 698, 786.
Закс (Sachs) 491.
Зандбергер (Sandberger) 767.
Зейдлиц Г. (G. Seidlitz) 57, 59, 78, 132.
Зеленка (Selenka) 325, 533.
Земпер (Semper) 755, 770.
Зибольд (Siebold) 279, 280, 281, 282.
Зинин Н. Н. 677, 683.

Ибенер (Ibener) 631.
Иеринг (Ihering) 424, 425.
Иерсен (Yersin) 595, 629.
Итон (Eaton) 186, 187.
Ишикава (Ischikawa) 529—530.

Каволини (Cavolini) 277.
Кампер П. (P. Camper) 58—59.
Кандоль, де, А. (A. de Candolle) 143—144, 148—149, 153—158, 185, 196—198, 201, 759.
Кант И. (I. Kant) 36, 55.
Каню (Canu) 550.
Каракозов Д. В. 681.
Карпентер (Carpenter) 208, 766.
Карус В. (V. Carus) 17, 78, 394, 742, 765.
Катрфаж (Quatrefages) 33, 53, 744.
Каттани (Cattani) 632.
Кебнер (Koebner) 625.
Келлер (Keller) 525.
Келликер (Кёлликер; Kölliker) 107—109, 110, 116, 303, 390, 393, 413, 420, 710.
Кент С. (Saville Kent) 424—425, 426, 440, 513, 519, 782.
Кершнер (Kerschner) 297.
Keферштейн (Keferstein) 391, 413.
Киер (Kiaer) 766.
Кирхгоф (Kirchhoff) 679.
Китазато (Kitasato) 632.
Клапарэд (Клапаред; Claparède) 224, 421, 729.
Клаус (Claus) 223, 290, 293, 294, 295, 304, 305, 308, 314, 321, 326, 334, 337, 338, 357, 358, 363, 364, 365, 432, 438, 690.
Клебс (Klebs) 502, 599.
Клейненберг (Kleinenberg) 296, 297, 300, 322, 431, 452.
Клемперер (Klemperer) 632, 633.
Клодницкий Н. Н. 725.
Ковалевский А. О. 231—232, 236, 237, 285—289, 337, 352, 358, 388, 420—422, 436, 445, 454, 547, 548, 675, 677, 686, 691, 692, 693, 694, 695, 702—703, 710, 725, 736, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 776, 777, 780, 781.
Ковалевский В. О. 677, 684, 767, 769.

Конгейм (Conheim) 260, 487, 489, 490, 592, 604, 607, 608, 636—638, 706.
Кондильяк (Condillac) 34.
Конт О. (A. Comte) 679, 718.
Корниль (Cornil) 488.
Коротнев А. А. 248, 296, 297.
Коршельт (Korschelt) 533, 770.
Кох Р. (R. Koch) 256, 264, 587, 623, 624, 701, 737, 738.
Крон (Krohn) 283, 284, 285, 352, 388, 389, 393.
Крукенберг (Krukenberg) 243, 507, 524.
Крумбах (Krumbach) 781.
Кульчицкий Н. К. 591, 724.
Кун (Chun) 624.
Купфер (Kupffer) 600, 617.
Кюн (Kühn) 776.
Кюне (Kühne) 689.
Кюс (Küss) 609.

Лавдовский М. Д. 604.
Лаказ-Дютье (Lacaze-Duthiers) 547.
Ламарк (Lamarck) 39—45, 46, 48, 51, 53, 59, 79, 85, 98, 102, 110, 112, 237, 278, 656, 716, 747—749, 750, 765, 770.
Ланг (Lang) 454, 782—783.
Ланггакс (Langhans) 261.
Ланге (Lange) 583.
Ландерер (Landerer) 609.
Ланкэстер Р. (Ray Lankester) 425, 433, 434.
Ласепед (Lacepède) 29—32, 51, 745.
Леббок (Lubbock) 223, 229.
Лебер (Leber) 581, 586.
Леваковский И. Ф. 663, 688.
Левенгук (Leeuwenhoek) 10.
Ле-Дантек (Le Dantec) 498.
Лейбниц (Leibniz) 11—12, 13, 17, 19, 33, 742.
Лейдиг (Leydig) 599.
Лейкарт (Leuckart) 285, 689—690, 691, 728, 780.
Лекок (Lecocq) 54.
Ленденфельд (Lendenfeld) 243, 249, 527.
Ленин В. И. 680, 681, 770.
Лессинг (Lessing) 38.
Лесюэр (Lesueur) 278.
Либеркюн (Lieberkühn) 521, 578.
Либих (Liebig) 679.
Лимбек (Limbeck) 584, 585.
Линдеманн К. Э. 833.
Линней (Linné) 15, 16,—19, 25, 27, 29, 32, 44, 48, 51, 53, 742—743.
Листер (Lister) 513, 738.
Ловен (Lovén) 280—281, 284.
Ломоносов М. В. 679.
Лорансэ (Laurencet) 749.
Лысенко Т. Д. 716, 749, 753, 757—758, 768.
Любарш (Lubarsch) 549, 581, 631.
Ляйелль (Lyell) 200, 206.

Майварт (Mivart) 119—120, 756.
Майер Р. (R. Mayer) 679.
Мак-Крэди (Mc. Crady) 392, 431.
Мак-Кук (Mc. Cook) 754.
Малье, де (дю-Малье; de Maillet) 23, 32—33.
Мальпиги (Malpighi) 10.
Мальтус (Malthus) 90, 144, 149, 666—667, 708—709, 752.
Марион (Marion) 454.
Марковников В. В. 677.
Маркс К. (K. Marx) 750, 751, 752.
Мартынов А. В. 768.
Маршан (Marchand) 593.
Масловский А. Ф. 686, 729.
Массар (Massart) 582, 583, 585, 605, 606, 607, 608, 614.

Мах (Mach) 607.
Марш (Marsh) 768.
Мейранкс (Meuranx) 749.
Меккель (Meckel) 751, 779.
Менделеев Д. И. 677, 683.
Мениль (Mesnil) 735.
Мережковский К. С. 244, 294, 304, 305, 306, 334, 338—339, 359.
Меррей (Murrey) 204, 766.
Метью (Матью; Mathew) 82, 83, 88, 89.
Мечников Ил. Ив. 684.
Мечников Л. И. 684—685.
Мечникова Л. В. 365, 387, 726, 730.
Мечникова О. Н. 475, 685, 687, 688, 726.
Мечникова Э. Л. 684.
Милль Дж. С. (J. S. Mill) 679.
Милон (Millon) 622.
Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards) 51, 188.
Молешотт (Moleschott) 599, 679.
Мопертюи (Maupertuis) 31, 745—746.
Мостлер (Mostler) 762.
Мускатблит 591, 625.
Мюллер Г. (H. Müller) 172, 174, 194, 196, 207.
Мюллер И. (I. Müller) 71—77, 106, 225, 227, 282—283, 386—387, 498, 751, 771.
Мюллер О. (O. Müller) 218.
Мюллер Ф. (F. Müller) 136,218 — 224, 229, 230, 391, 392, 394, 419—420, 692, 710, 711, 712, 768, 769, 780.

Наше (Nachet) 456.
Неймайр (Neumayr) 767.
Нейссер (Neisser) 601, 625?
Нейман (Neumann) 491.
Некрасов А. Д. 752.
Нечаев 587, 590.
Никифоров М. Н. 593—594.
Николаер (Nicolaier) 626.
Ниссен (Niessen) 631.
Ноден (Naudin) 53—54, 88, 89.
Ножин Н. Д. 286, 393.
Нэгели (Nägeli) 109—113, 114, 115, 116, 118, 145, 151, 157, 161—164, 165, 167, 201, 208, 211, 312—313, 761, 767, 775.

Окен (Оккен; Ocken) 61—63, 65, 656, 750.
Оксли (Охлеу) 440.
Оллмэн (Allman) 295, 295, 353, 421.
Омелянский В. Л. 725.
Осборн (Osborn) 744.

Павлов И. П. 705, 784.
Паккард (Packard) 223, 229.
Паллас (Pallas) 17, 18—19, 25—28, 33, 48, 51, 53, 57, 75, 278, 744.
Пандер Х. И. 62—63, 750.
Пастер (Pasteur) 485, 486, 556, 701, 738, 786.
Пауль (Paul) 767.
Пе (Pée) 584.
Пекельгаринг (Peckelharing) 582.
Перемежко П. И. 591, 724, 778.
Переяславцева С. М. 452.
Перон (Péron) 273.
Петрушки (Petruschky) 587.
Пиорри (Piorry) 640.
Пирогов Н. И. 677, 737.
Писарев Д. И. 678, 682, 683, 687.
Пирс (Pierce) 95.
Платон (Plato) 13.
Поляков И. М. 759.
Полянский Ю. И. 774.
Понфик (Ponfick) 601.
Прево (Prévost) 279.
Провачек (Prowazek) 786.
Пурбэ (Pourbaix) 697.

Пфеффер (Pfeffer) 509—510, 511, 512.

Рабль (Rabl) 267, 325.
Райков Б. Е. 745, 751.
Райт С. (Strethill Wright) 285, 364.
Ранвье (Ranvier) 488, 569, 591, 602, 603.
Ратке (Rathke) 225.
Редер (Reder) 631.
Рейхерт (Reichert) 225, 710.
Реклингтаузен (Recklinghausen) 488, 604, 608.
Рекьен (Requien) 148.
Ремак (Remak) 710.
Ремер (Roemer) 588, 585.
Репяхов В. М. 325, 452.
Рибберт (Ribbert) 593, 602.
Римский-Корсаков М. Н. 768.
Робине (Robinet) 33, 747.
Розенберг А. 225—226.
Розер (Roser) 490, 574.
Ромэнс (Romanes) 645.
Роже (Roger) 610—611.
Росбах (Rossbach) 586.
Ростан Ж. (J. Rostand) 744, 745.
Ру В. (W. Roux) 323, 775.
Ру Э. (E. Roux) 629, 631, 717.
Рудберг (Rudberg) 743.
Руссо Ж. Ж. (J. J. Rousseau) 35.
Рэй (Рай; Ray) 10—11, 741—742, 743.
Рютимейер (Rütimeyer) 226, 230.

Савченко И. Г. 581, 625.
Самуэль (Samuel) 487, 606, 609—611, 636.
Сарс (Sars) 278, 280, 281.
Сваммердам (Swammerdam) 10.
Северини (Severini) 599.
Северцов А. Н. 718, 756, 767, 768.
Седжвик (Sedgwick) 453.
Сеченов И. М. 677, 684, 705, 731, 737, 784.
Симашко Ю. И. 69.
Склэтер (Sclater) 130.
Снеллен (Snellen) 611.
Спенсер (Spencer) 82, 165, 189, 190, 191, 210, 418, 645, 679, 718, 730, 779—780.
Сталин И. В. 681, 725.
Сталь (Stahl) 509, 514.
Стенструп (Steenestrup) 281, 282, 393.
Стеншио (Stensiö) 766.
Страсбургер (Strassburger) 775, 778.
Страхов Н. Н. 656.
Соколов Н. Н. 677.
Сонини (Sonnini) 744.
Судакевич И. С. 623, 625.

Тарасевич Л. А. 725.
Тилльярд (Tillard) 768.
Тимирязев К. А. 677, 678, 680, 683.
Тицони (Tizzoni) 632.
Толстой Л. Н. 735, 737.
Тома (Thoma) 735, 737.
Топинар (Topinard) 732.
Тоутон (Touton) 601.
Трамбле (Trembley) 529.
Трапезников 590.
Тревельян (Treveljan) 130.
Тревиранус (Treviranus) 59—60.
Турнефор (Tournefort) 18.
Тюзэ (Thuset) 782.
Тюрго (Turgot) 35.

Уиллис (Уэллес; Willis) 10, 741.
Ульянин В. Н. 392, 393, 413.
Умов Н. А. 738.
Уоллес (Уэллес, Уоллас; Wallace) 23, 83—87, 89, 119, 128, 129, 144, 164, 170—171, 192, 212, 485, 741, 752, 763.
Усков Н. В. 578.

Фабрициус (Fabricius) 18.
Фаусек В. А. 770.
Фивейская А. 784.
Фишер (Fischer) 186.
Флемминг (Flemming) 577, 591, 595, 650, 778.
Фогт К. (C. Vogt) 679, 750.
Фогт О. (O. Vogt) 762.
Фоль (Fol) 290, 301, 308, 309, 310, 311, 314, 319, 325, 340, 343, 437.
Франк (Frank) 495, 514.
Френкель (Fraenkel) 645.
Фрэпон (Fraipont) 246, 295.
Фьюкс (Fewkes) 285.

Хавкин М. В. 499—500, 502, 631, 784.
Хаймен Л. (Hyman) 699.
Хельдер (Hölder) 274.
Хижняков В. В. 726.
Хинкс (Hinks) 285, 368.
Ходунов И. И. 685.

Цейс Г. (H. Zeiss) 726.
Цейсс (Zeyss) 148.
Цельс (C. Celsus) 784.
Ценковский Л. С. 427, 679, 683.
Циглер (Ziegler) 260, 488, 592—593, 594, 595, 598, 621.
Циклинская П. В. 475, 725.
Циль (Ziehl) 621.
Циммерман (Zimmermann) 629, 630.
Цопф (Zopf) 264, 543.

Чемберс Р. (R. Chambers) 752.
Чернышев 766.
Чернышева Е. С. 726.
Чернышевский Н. Г. 678, 681, 682, 687.
Чиамичиан (Ciamician) 295, 296, 323.
Чистович Н. Я. 595, 618, 725.
Чистяков И. Д. 778.

Шамберлан (Chamberland) 717.
Шаррен (Charrin) 612, 613, 614.
Шварце (Schwartze) 416.
Шеллинг (Schelling) 61, 63, 64.
Шефер (Schäfer) 589.
Шкляревский А. С. 607.
Шманкевич В. И. 764.
Шмидт О. (Schmidt) 57, 224—225, 451.
Шнейдер (Schneider) 273.
Шпронк (Spronk) 591.
Шопенгауер А. (Schopenhauer) 79—80.
Шребер (Schreber) 18.
Штейн (Stein) 427, 428.
Штер (Stöhr) 608.
Штерн (Stern) 630.
Штриккер (Stricker) 574, 599.
Шульце М. (M. Schultze) 577.
Шульце Ф. Э. (F. E. Schultze) 249, 285, 295, 353, 392, 393, 431, 437, 438, 441, 770.
Шюппель (Schüppel) 621.

Щелкановцев Я. П. 777, 778.
Щелков И. П. 686.

Эберт (Ebert) 600.
Эймер (Eimer) 167.
Элерс (Ehlers) 391, 413.
Энгельс Ф. (F. Engels) 750, 751, 752.
Эпштейн (Epstein) 626.
Эренберг (Ehrenberg) 279, 667, 671.
Эрлих (Ehrlich) 577, 603, 625.
Эспер (Esper) 278.
Эшольц (Escholz) 394.



СОДЕРЖАНИЕ

ОЧЕРК ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ВИДОВ (1876) 7

ИССЛЕДОВАНИЯ О ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ПИЩЕВАРЕНИИ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (1883) 239

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД МЕДУЗАМИ (1886) . . 271

ЛЕКЦИИ О СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПАТОЛОГИИ ВОСПАЛЕНИЯ (1892) 473

ПРИЛОЖЕНИЯ 653

И. И. Мечников. Несколько слов о современной теории происхождения видов (1863) 655

От редакции 673

В. А. Догель и *А. Е. Гайсинович.* Основные черты творчества И. И. Мечникова как биолога 677

Литература:

Перечень биологических и общетеоретических работ И. И. Мечникова 726

Литература об И. И. Мечникове 738

А. Е. Гайсинович и *В. А. Догель.* Примечания 741

Именной указатель 788



Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии Наук СССР

*

Редактор издательства *И. Е. Амлинский.*
Технический редактор *Н. П. Аузан*

*

РИСО АН СССР № 4036. Т-01489. Издат. № 2407.
Тип. заказ № 14. Подп. к печ. 13/IV 1950 г.
Формат бум. 70×92 1/16. Печ. л. 50 + 17 вклеек.
Уч.-изд. л. 41 3/4. Тираж 8000. Цена в переплете 36 руб.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР.
Москва, Шубинский пер., д. 10

И.И.МЕЧНИКОВ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ



